UNIVERSITE DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

POUR L'OBTENTION

**du grade de Docteur ès sciences naturelles**

PAR

Maurice MANQUAT

Licencié ès sciences naturelles

1re THÈSE. — Sur la Théorie des Tropismes dans le comportement animal.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

**Soutenues le 17 Décembre 1921, devant la Commission d'examen**

Président.... M. CUÉNOT.

Examinateurs. M. GAIN. M. JOLY.

NANCY

ANCIENNE IMPRIMERIE VAGNER

3, rue du Manège, 3

1921

UNIVERSITÉ DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

POUR L'OBTENTION

**du grade de Docteur ès sciences naturelles**

PAR

Maurice MANQUAT

Licencié ès sciences naturelles

1re THÈSE. — Sur la Théorie des Tropismes dans le comportement animal.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

**Soutenues le 17 Décembre 1921, devant la Commission d'examen**

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Président.... M. CUÉNOT.

Examinateurs. M. GAIN. M. JOLY.

NANCY

ANCIENNE IMPRIMERIE VAGNER

3, rue du Manège, 3

1921

## UNIVERSITÉ DE NANCY

# FACULTÉ DES SCIENCES

**Doyen**
M. PETIT.

**Assesseur**
M. GAIN

**Professeurs honoraires**
MM. HALLER, BLONDLOT, CARTAN, BLAISE, LE MONNIER, THOULET, MULLER.

**Chargé de cours honoraire**
M. MILLOT.

**Professeurs**

| | | |
|---|---|---|
| MM. | PETIT | *Chimie agricole.* |
| | VOGT | *Mathématiques appliquées.* |
| | GUNTZ | *Chimie minérale.* |
| | CUÉNOT | *Zoologie.* |
| | MINGUIN | *Chimie.* |
| | GAIN | *Botanique.* |
| | GUTTON | *Physique.* |
| | GUYOT (en congé) | *Chimie appliquée à la teinture et à l'impression.* |
| | HUSSON | *Mécanique rationnelle.* |
| | MAUDUIT | *Electrotechnique.* |
| | LEAU | *Calcul différentiel et intégral.* |
| | BOURION | *Chimie physique et électrochimie.* |
| | DARMOIS (E.) | *Physique.* |
| | VAVON | *Chimie organique.* |
| | TRAVERS | *Chimie industrielle.* |
| | DARMOIS (G.) | *Analyse supérieure.* |
| | BOUIN | *Zoologie appliquée.* |
| | CROZE | *Physique.* |
| | GRUMBACH | *Physique.* |
| | N. | *Minéralogie et cristallographie.* |

**Chargés de cours**

| | | |
|---|---|---|
| MM. | COURTOT | *Chimie appliquée à la teinture.* |
| | JOLY | *Géologie.* |
| | LONCHAMBON | *Minéralogie.* |

**Maîtres de conférences**

| | | |
|---|---|---|
| MM. | MOREAU | *Botanique.* |
| | MENTRÉ | *Mécanique appliquée.* |

**Secrétaire**

M. BERTRAND

A MON TRÈS CHER MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR L. CUÉNOT

*Membre Correspondant de l'Institut*

*Membre Associé de l'Académie Royale de Belgique*

*Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Nancy*

*Je fais hommage respectueux de ce travail, en témoignage — dont je sens toute l'insuffisance — de ma profonde gratitude pour son lumineux enseignement et l'inlassable patience avec laquelle il a bien voulu diriger mes efforts.*

MAURICE MANQUAT.

*Ce m'est un devoir particulièrement agréable à remplir que d'exprimer ma reconnaissance à*

Mlle DE TINSEAU, *qui mit à mon service, avec la plus parfaite bonne grâce, sa compétence de polyglotte et me fut d'un secours si précieux spécialement dans l'interprétation des textes allemands,*

*Mes collègues et amis,* MM. BOUCHON, MOLLY, GIRARD *et* SESMAT, *qui ont accepté de revoir mon travail à divers points de vue et de me formuler des critiques dont j'ai fait mon profit,*

M. LIENHART, *Chef de travaux et* M. P. REMY, *Préparateur à la Faculté de Nancy, qui m'ont reçu dans les laboratoires comme un ami et procuré avec une constante complaisance tous renseignements et matériel utiles,*

M. le Professeur GRAVIER, *de la Faculté des Sciences de Paris, grâce à l'extrême courtoisie de qui, je pus, — chose difficile pendant les vacances ! — consulter des volumes à la Bibliothèque du Muséum,*

M. le Professeur Dr Ed. CLAPAREDE *et* M. le Dr A. PICTET, *de l'Université de Genève, qui voulurent bien tous deux mettre leurs ouvrages à ma disposition, et le premier, me recevoir et m'exposer ses idées sur la question des Tropismes.*

M. M.

# PREMIÈRE THÈSE

---

## Sur la théorie des Tropismes dans le Comportement animal

# BIBLIOGRAPHIE

N. B. — Ces ouvrages sont cités, dans le cours de ce travail, par le seul numéro d'ordre (placé entre parenthèses) qu'ils portent dans la liste ci-dessous. Les autres ouvrages cités ne se rapportant pas directement à la question qui nous intéresse, ont leur titre indiqué, dans le texte, entre parenthèses.


1. Abbott (Ch. H.). — Reactions of land isopods to light. J. Exp. Zool., XXVII, N. 2, 193-246, 1918.
2. Adams (G. P.). — On the negative and positive phototropism of the Earthworm Allolobophora foetida as determined by light of different intensities. Am. J. Phys., IX, N. 1, 26-34, 1903.
3. Alverdes (F.). — Beitrag zur Kenntnis [illegible] und der Bewegung niederer Organismen. Jena Zeit., LXII, 321-342, 1926.
4. Allee (W. C.). — Chemical control of Rheotaxis in Asellus. J. Exp. Zool., XXI, 163-198, 1916.
5. — The salt content of natural waters in relation to Rheotaxis in Asellus. Biol. Bull., XXXIII, 93-97, 1917.
6. Arey (L. B.) and Crozier (W. J.). — The sensory responses of Chiton. J. Exp. Zool. XXIX, N. 2, 157-260, 1919.
7. — Sensory reactions of Chromodoris zebra. J. Exp. Zool., XXIX, N. 3, 443-502, 1919.
8. Bancroft (F. W.). — Note of the galvanotropic reactions of the Medusa Polyorchis penicillata. Un. Calif. Publ., II, 43-46, 1904.
9. — On the validity of Pflüger's law for the galvanotropic reactions of Paramecium. Un. Calif. Publ., II, 7, XIX, 193-215, 1905.

**10.** Bancroft (F.-W.). — The control of galvanotropism in Paramœcium by chemical substances. *Un. Calif Publ, III*, 21-33. 1906.

**11.** — Heliotropism, differential sensibility and Galvanotropism in Euglena. *J. Exp. Zool., XV, N. 4, 383-428.* 1912.

**12.** Banta (A.-M.) and Mc Atee (W.-L.). — The life history of the cave Salamander Spelerpes maculicandus Cope. *Pr. V. S. Nat. Mus., V, 30, 67-83.* 1906.

**13.** Barrows (V.-M.). — The reactions of Pomace fly Drosophila ampelophila Lœw to odorous substances. *J. Exp. Zool., V, N. 4, 515-537.* 1907.

**14.** Bauer (V.). — Verticalwanderung des Plankton und Phototaxis. *Biol. Centr., XXIX, 77-82.* 1908.

**15.** Bert (P.). — Sur la question de savoir si les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. *Arch. Physiol., II, 547-554* 1869.

**16.** Bethe (A.). — Studien über das Centralnervensystem von Carcinus mœnas. *Arch. mikr. An., 579.* 1895.

**17.** — Das Nervensystem von Carcinus mœnas. *Arch. mikr. An., 460.* 1897.

**18.** Blaauw (A.-H.). — Recherches et théories sur la sensibilité physiologique. *Arch. Mus. Teyler, sér. III, III, 1-44.* 1915.

**19.** Blasius (E.) und Schweizer (E.). - Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. *Arch. ges Physiol., LIII, 493-543.* 1893.

**20.** Bogdanof (E.-A.). — Zur Biologie der Coprophaga. *Allg. Zeit. Ent., VI, 35-41.* 1900.

**21.** Bohn (G.). — Action tropique de la lumière. *C. R. S. Biol., LV, 1440.* 1902.

**22.** — L'Anhydrobiose et les Tropismes. *C. R. Ac. Sc., CXXXIX, 809-911.* 1903.

**23.** — Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations de niveau des hautes mers. *C. R. Ac. Sc., CXXXIX, 610-611.* 1903.

**24.** — Oscillations des animaux littoraux synchrones de la marée *C. R. Ac. Sc., CXXXIX, 640-648.* 1903.

**25.** — Sur les mouvements oscillatoires des Convoluta roscoffensis. *C. R. Ac. Sc., CXXXIX, 12 oct.* 1903.

**26.** — Les Convoluta roscoffensis et la théorie des causes actuelles. *Bull. Mus., 352-354.* 1903.

**27.** — Sur le parallélisme entre le Phototropisme et la Parthénogénèse artificielle. *C. R. Ac. Sc., CXLI, 1260-1262.* 1904.

**28.** — Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations du niveau des hautes mers. Oscillations des animaux marins synchrones des mouvements de la marée. *C. R. Ac. Sc., 17 et 24 oct.* 1904.

**29.** — Mouvements de manège en rapport avec les mouvements de la marée. — Attractions et répulsions dans un champ lumineux. — Influence de la position de l'animal dans l'espace. *C. R. S. Biol., 22-29 oct., 5 nov.* 1904.

30. Bohn (G.). — Interventions des influences passées dans les mouvements actuels d'un animal. *C. R. S. Biol., 14 mai.* 1904.

31. — Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. *Inst. Gén. Psychol , I, 1-111.* 1905.

32. — Du changement de signe du Phototropisme en tant que manifestation de la sensibilité différentielle. *C. R. Soc. Biol., II, 756.* 1906.

33. — Les Tropismes, les réflexes et l'intelligence. *Extr. An. Psych., XII, 137-156.* 1906.

34. — A propos des lois de l'excitabilité par la lumière. *C. R. Soc. Biol., LXIII, 655.* 1907.

35. — Du changement de signe du Phototropisme en tant que manifestation de la sensibilité différentielle. *C. R. Ac. Scc., LXIII, 756.* 1707.

36. — Introduction à la psychologie des animaux à symétrie rayonnée. *Inst. gén. Psych., 1-2 ; 3-4 ; 1-85.* 1907.

37. — Observations sur les papillons du rivage de la mer (Anémotropisme et Phototropisme). *Bull. Inst. gén. Psych., VI, 285-300.* 1907.

38. — Observations biologiques sur le Branchellion de la Torpille. *C. R. Soc. Biol., LXIII, 545.* 1907.

39. — Introduction à la psychologie des animaux à symétrie rayonnée. *Inst. gén. Psch., I, 1-86.* 1908.

40. — Les Tropismes. *Rap. VIe Congr. Intern. Psych. Genève.* 1909.

41. — A propos des lois de l'excitabilité par la lumière. *C. R. Soc. Biol., LXIII, 655.* 1907.

42. — Quelques problèmes généraux relatifs à l'activité des animaux inférieurs. *Inst. gén. Psych., IX, 439-466.* 1909.

43. — Quelques observations sur les chenilles des Dunes. *Inst. gén. Psych., IX, 543-549.* 1909.

44. — Comparaison entre les réactions des Actinies de la Méditerranée et celles de la Manche. *C. R. Soc. Biol., LXVIII, 253.* 1910.

45. — Les réactions des Actinies aux basses températures. *C. R. Soc. Biol., LXVIII, 964.* 1910.

46. — La Naissance de l'Intelligence. *Flammarion.* 1910.

47. — La Nouvelle Psychologie animale. *Altan.* 1911.

48. — La Forme et le Mouvement. Essai de dynamique de la vie. *Flammarion.* 1921.

49. — Borissof. — Ueber die Chemotaktische Wirkung verchiedener substanzen auf amoboide Zellen und ihren Einfluss auf die Zusammensetzung des entzündlichten Exsudates. *Beit. z. pathol. Anat. und allg. Pathol., XVI, 432-461.* 1895.

50. Breuer (J.). — Ueber den Galvanotropismus (Galvanotaxis) bei Fischen. *S. B. Ak. Wiss. Wien., CXIV, 3e Abt , 27-56.* 1906.

74 Loeb (J.). — *Experimental Morphology. Part I. 1 vol. Mac Millan Co, New-York. 1897.*

75 — *Experimental Morphology. Part II. 1 vol. Mac Millan Co New York. 1899.*

76 Loeb (J.) and Carlson (W. R.). — *On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. J. Phys., XXI. 22-32. 1897.*

77 Loeb (J.) and Peters (H.). — *A contribution to the study of Centrazis in the higher animals. J. Phys., XXII, 99-110. 1897.*

78 Loeb (J.). — *Ueber den Heliotropismus der Thiere. Arch. Anat. und Entwick, 231-244. 1899.*

79. Loeb (M. C.). — *The Frog Book. New York. 253 p. 1906.*

80 Loeb (A. C.). — *The mud snail Nassa obsoleta. Cold spring Harbor monographs, V, 1-48. 1905.*

81 Loeb (W. L.). — *Reactions to light in Vanessa antiopa with special reference to circus movements. J. Exp. Zool., XX, 357-420. 1916.*

82 — *The rate of locomotion in Vanessa antiopa in intermittent light and in continuous light of different illuminations and its bearing on the « Continuous action theory » of orientation. J. Exp. Zool., XXIII, 307-518. 1917.*

83 Loeb (O.). — *Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Z. Jahrb. Morph., Abt 5, 147-156. 1890.*

84. — *Die Seele als elementarer Naturfaktor. 1 vol. 99 pp. Leipzig. 1903.*

85. — *Naturbegriffe und Naturteile. 1 vol. Leipzig. 1904.*

86. Loisel (R.). — *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau, chez les Protées à taches des grottes de la Carniole. C. R. Ac. Sc. I, 358-361. 1920.*

87. Lovatelli (A.). — *Les variations périodiques du signe du Prototropisme chez les Pagures misanthropes. C. R. Ac. Sc., CXLV, 1208-1209. 1907.*

88. — *Les réactions adaptatives chez les Crabes. Int. gén. Psych., Bull, III, 235-254. 1908.*

89. — *De l'Hydrotropisme chez les crabes. C. P. Soc. Biol., LXIV, 1009. 1908.*

90 — *Contribution à la biologie des Pagures misanthropes. Arch. Zool. Exp., 5e S. V, N, R, 2, XLII. 1910.*

91. Lucas (C. H.) and Denny (W. A.). — *The eyes of the blind Vertebrates of North America. III. Biol. Bull., II, N. 1, 33-41. 1900.*

92. Lucas (T. W.). — *Beitrage zur Physiologie des Protoplasma. Arch. f. d ges. Physiol, II, 307-322. 1869.*

93. — *Neue Methode zur Untersuchung der sauerstoffauscheidung pflanzlicher and thierischer Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol., XXV, 285-292. 1881.*

94. — *Ueber Licht, und Farbenperception niederster Organismen. Arch. f. d. ges. Phdsiol., XXIX, 387-400. 1882.*

**95**. Engelmann (T. W.). — Bacterium photometricum. Ein Bertrag zur Vergleichenden Physiologie des Licht und Farbensinnes. *Arch. f. d. ges. Physiol., XXX, 95-124.* 1882.

**96**. — L'émission d'oxygène sous l'influence de la lumière, par les cellules à chromophylle, démontrée au moyen de la méthode bactérienne. *Arch. Neerland., XXVIII, 358-371.* 1894.

**97**. Esterly (C. O.). — The reactions of Cyclops, to light and gravity. *Am. Journ. Physiol., XVIII, 47-57.* 1907.

**98**. — Specifity in behaviour and the relation betwel habits in nature and reactions in the laboratory. *Univ. Calif. Publ , XVI, XX, 381-392* 1917.

**99**. — Reactions of various Plankton animal with reference to their diurnal migrations. *Univ. Calif. Publ. in Zool., XIX, N. 1, 1-83.* 1919.

**100**. Ewald (J. R.). — Ueber die Wirkung des galvanischen stroms bei der Langsdurchstromung ganzer Wirbelthiere. *Arch f. d. ges. Physiol., IV, 606-621.* 1894.

**101**. — Même titre. II Mitth. *Arbh. f. d. ges. Physiol., LIX. 153-164.* 1894.

**102**. Ewald (W. F.). — Uber Orientirung Locomotion und Lichtreactionen einiger Cladoceren und deren Bedentung tür die Théorie des Tropismus. *Biol. Centrabl., XXX, 1-16, 49-63, 379-384, 385-399.* 1910.

**103**. — On artificial modification of light reactions and the influence of electrolytes on phototaxis. *J. Exp. Zool., V, 591-612.* 1913.

**104**. — Ist die Lehre von tierischen Phototropimus widerlegt? *Arch. Entwekl., XXXVII, 581-598.* 1913.

**105**. Famintzin (A.). — Die Wirkung des Lichtes und der Dunkelheit auf die Vorteihung der Chlorophyllkormer in den Blattern von Mnium Sp. *Iahrb. f. wiss. Bot., VI, 49-59.* 1867.

**106**. Frandsen (P.). — Studies on the reactions of Limax maximus to directive stimuli. *Proc. Am. Ac. Arts and Sc., XXXVII, VIII, 185-227.* 1901.

**107**. Franz (V.). — Ueber die Bedingungen der Phototaxis bei frei beweglichen Tieren. *Cent. f. Phys., XXIV, 424-430.* 1909.

**108**. Frisch (K.) und Kupelwieser (H.). — Ueber den Einflus der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reactionen nieder Krebse. *Biol. Central, XXXIII, 517-522.* 1912.

**109** Gamble (T.-W.) and Keeble (F.). — The bionomics of Convoluta roscoffensis with special reference to its green cells. *Proc. Roy. Soc., n° 478, 93.* 1903.

**110**. Garrey (W.-E.). — The effects of Ions upon the aggregation of flagellated Infusoria. *Am. Journ. Physiol., IV, 291-319.* 1910.

**111**. — Proof of the muscle tension theory of heliotropism. *Proc. Nat. Ac. Sc. V. S., III, 602-609.* 1917.

**112.** Golubew (A.). — Ueber die Erscheinungen welche elektrische Schlage an den sogenannten farblosen Formbestandtheilen des Blutes hervorbringen. *Sitzb. Wien. Ak. Math. Nat., Cl. LVII, Abt 2, 555-572.* 1863.

**113.** Graber (V.). — Fundamentalversuche über die Helligkeits-und Farbenempfindlichkeit angenloser und geblendeter Thiere. *Sb. K. Ak. Wiss. Wien., LXXXVII, I, 201-236.* 1883.

**114.** — Grumdlinien zur Erfoselung des Helligkeits-und Farbensinnes der Tiere. *Prag. und Leipzig.* 1884.

**115.** Greeley (A.-W.). — Experiments on the physical structure of the protoplasm of Paramœcium and its relations to the reactions of the organism to thermal, chemical and electrical stimuli. *Biol. Bull., VII, nº 1, 1-32.* 1904.

**116.** Groom (Th.-T.) and Lœb (J.). — Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Thiere. *Biol. Centr., X, 166-177, 219-220.* 1890.

**117.** Gross (A.-O.). — The reactions of Arthropods to monochromatic light of equal intensities. *J. Exp. Zool., XIV, nº 4, 468-514.* 1913.

**118.** Haberlandt (G.). — Zur statolithentheorie des Geotropismus. *Jahr Wiss. Bot., XXXVIII, 447-500.* 1902.

**119.** Hadley (P.-B.). — Reactionen of blinded lobsters to light. *Am. Journ. Phys., XXI, 180-199.* 1908.

**120.** Hargitt (C.-W.). — Experiments on the behaviour of tubicolous Annelids. *J. Exp. Zool., III, 295-320.* 1906.

**121.** Hermann (L.). — Eine Wirkung galvanischer strome auf Organismen. *Arch. f. d. ges. Physiol., XXXVII, 457-460.* 1885.

**122.** — Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Trochlarven im galvanischen Strome. *Arch. f. ges. Physiol., XXXIX, 414-419.* 1886.

**123.** Herms (W.-B.). — The photic reactions of sarcophagid flies especially Lucilia Cœsar and Calliphora Vomitoria. *J. Exp. Zool., X, 167-226.* 1911.

**124.** Hesse (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. *Zeit. f. Wiss. Zool., Bd 62, 527-582.* 1897.

**125.** Hodge (C.-F.) et Aikins (H.-A.). — The daily life of a Protozoan; a study in comparative psychophysiology. *Am. Journ. Psychol., VI, 524-533.* 1895.

**126.** Holmes (S.-J.). — Phototaxis in the amphipoda. *Am. Journ. Phys., V, 221-234.* 1901.

**127.** — Phototaxis in Volvox. *Biol. Bull., IV, 319-326.* 1904.

**128.** — The reactions of Ranatra to light. *J. Comp. Neurol. and. Psych., XV, 305-349.* 1905.

**129.** — The Selection of random movements as a factor in Phototaxis. *J. Comp. Neur. anet Psych., XV, 98-112.* 1905.

**130.** — The evolution of animal intelligence. *New-York. 28 pp.* 1911.

**131.** — The Biology of the Frog. *New York, 37 pp.* 1906.

**131** *bis*. Holt (E.-B.) and Lee (F.-S.). — The theory of phototactic responses. *Am. J. P , IV, 460-481.* 1901.

**132**. JENNINGS (H.-S.). — Studies on reactions to stimuli in unicellular organismus. I Reactions to chimical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria. *J. Phys., XXI, 258-312.* 1896.

**133**. — Reactions to localized stimuli in Spirostomum and Stentor. *Am. Naturalist. Philadelphie, XXXIII, 373-389.* 1899.

**134**. — The mecanism of the motor reactions of Paramœcium. *Am. J. Phys., II, 314-341.* 1899.

**135**. — The Behaviour of unicellular organisms. *Biol. Act. of Mar. Labor. of Woods Hall. Boston, 93-112.* 1900.

**136**. — On the reactions of Chilomonas to organic acids. *Am. Journ. Phys., II, 397-403.* 1900.

**137**. — On the significance of spical swimming of organisms. *Am. Nat., XXXV, 369-372.* 1901.

**138**. — Studies on reactions of stimuli in unicellular. IX. On the behavior of fixed Infusoria Stentor and Vorticella) with special reference to the modificability of protozoan reactions. *Am. J. Physiol., VIII, I, 23-60.* 1902.

**139**. — The behavior Paramecium additional features and general relations. *J. Comp. Neur. and Psychol., XIV, 6, 441-510.* 1903.

**140**. — Contributions to the study of the behavior of lower organisms. *Publ. Carnegie Inst. Washington, N. 16, 256 pp.* 1904.

**141**. — The method of regulation in behavior and in other field. *J. Exp. Zool. II, N. 4, 473-494.* 1905.

**142**. — The movements and reactions of Amoeba. *Biol. Centr., XXV, 92-94.* 1905.

**143**. — Modificability in behavior. I Behavior of sea-anemones. *J. Exp. Zool., II, 447-472.* 1905.

**144**. — Modificability in behavior. II Factors determining direction and character of movement in the Earthworm. *J. Exp. Zool., III, 436-455.* 1906.

**145**. — Behavior of the lower organisms. *New York. Columbia univ. series Mac-Millan, 366 pp.* 1906.

**146**. — Behavior of the starfish Asterias Forreri de Lorriol. *Univ. Calif Publ. Zool., IV, 53-185.* 1907.

**147**. — The interpretation of the behavior of the lower organims. *Science, XXVII, 696-710. 1908.*

**148**. — Tropisms. *VI^e Congrès Internat. Pyschol Genève, 307-324.* 1909.

**149**. — Comparative Psychology. *Am. Nat,, XLIII, 619-633.* 1909.

**150**. — Diverse Ideals and divergent conclusions in the study of behavior in lower Organisms. *Am. J. Psych, XXI, 349-317.* 1910.

**151.** Jennings (H.-B.) and Crosly (J.-H.). — Studies ou reactions to stimuli in unicellular organisms. VII. The manner in which Bacteria react to stimuli, especially to chemical stimuli. *Am. J. Phys., VI, 31-37.* 1901.

**152.** Jensen (P.). — Sur le Géotropisme des organismes inférieurs. *Dissert. Jena. Arch. Phys. Pflüger, LIII, 428-480.* 1893.

**153.** Jordan (E.-O.). — The habits and development of the Newt (Diemyctylus viridescens). *Journ. Morph., V, 8, 269-366.* 1893.

**154.** Jordan (H ) — Rheotropism of Epmephelus striatus Bloch. *Proc. Nat. Ac. U. St., III, 157-159.* 1917.

**155.** — Rheotropic responses of Epmephelus striatus Bloch. *Am. Journ. Physiol , XLIII, 438-454.* 1917.

**156.** Kellog (V.-L.). — Some silkworm moth reflexes. *Univ. Calif. Publ., 152-154.* 1906.

**157.** — Some insect reflexes. *Science, XVIII, 693-696.* 1903.

**158.** Kepner (W.-A.) and Whitlock (W.-C.). — Food reactions of Amoeba proteus. *J. Exp. Zool. XXXII, N. 3, 397-412.* 1921.

**159.** Klebs (L.). — Ueber die Ursachen der ausschliesslich Nachtlichen sporenbildung von Botrytis cinerea. *Bot. Zeit., XLVII, 6-15.* 1885.

**160.** Kohl. — Rudimentare Wirbelthierangen. *III, Theil, Bibliot. Zool., Heft. 14, 181-274.* 1895.

**161.** Kuhne (W). — Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilitat. *Leipzig. Engelmann.* 1864.

**162.** — Uber den Sehpurpur. *Untersuch. physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 1, Heft 2, 15-103.* 1878.

**163.** Laloy (L.). — La Théorie des Tropismes. *Rev. Sc., 2e sem., 490-496.* 1908.

**164.** Laurens (H.). — The reactions of amphibians to monochromatic lights of equal intensity. *Bull. Mus. Compar. Zool., XLIII, N. 5, 254-302.* 1911.

**165.** — The reactions of normal and eyeless amphibian larvae to light. *Journ. Exp. Zool., XVI, 196-210.* 1914.

**166.** Levenson-Lipschitz (M.). — Le Rheotropisme des organismes inférieurs. *Rec. Inst. Bot. Leo Errera, VIII, 225-246.* 1908-1911.

**167.** Loeb (J.). — Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. *Würzburg.* 1890.

**168.** — Weitere Untersuchungen über der Heliot. der Tiere und seine Ubereinstimmung mit den Heliot. der Pfanzen. *Arch. Phys. Pflüger, XLVII, 391-416.* 1890.

**169.** — Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Ueber Heteromorphose. *Würzburg.* 1890.

**170.** — Sur le Géotropisme des animaux. *Arch. Phys. Pflüger, ILIX, 175-189.* 1892.

**171.** — Zur Theorie des Galvanotropismus. V. Influencversuche. *Arch. ges. Physiol., LXVII, 483-491.* 1897.

**172.** — Zur Theorie der physiologischen Licht und Schwerkraftwirkungen. *Arch. f. d. ges. Physiol. d. menschen und d. Tiere, LXVI, 439-466.* 1897.

**173.** Lœb (J.). — Studies in general Physiology. *Univ. Chibago Press.* 2905.

**174.** — The dynamics of living matter. *Columb. Univ. Press.* 1906.

**175.** — Ueber die Erregung von positiven Heliotropismus durch Saüre, insbesondere Kohlensaüre und von negativen Hel. durch. ultraviolette strahlen *Arch. ges. Phys., CXV, 564-581.* 1906.

**176.** — Concerning the theory of tropisms. *J. Exp. Zool , IV, 151-156.* 1907.

**177.** — Ueber die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei der Drebscheibe ausgelosten compensatorischen Kopfsbewegungen. *Arch. gen. Physiol., CXVI, 368-374.* 1907.

**178.** — Concerning the theory of Tropisms. *J. Exp. Zool , IV, 151-156* 1906.

**179.** — Ueber Heliot. und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. *Biol. Centrbl., XXVIII, 737-736.* 1908.

**180.** — Les Tropismes et la Psychologie. *Rev. des Idées. N. 70. 249-272.* 1909.

**181.** — La Conception mécanique de la vie. *Trad. par H. Moutor Alzan.* 1914.

**182.** — Forced movements, Tropisms and animals conduct. *Philadelphia and London.* 1918.

**183.** Loeb (J.) and Budgett (S.-P.). — Zur Theorie der Galvanotropismus. *Arch. ges. Physiol., LXV, 518-534.* 1897.

**184.** Loeb (J.) und Ewald (W.-F.). — Ueber die Gultigkeit des Bunsen Roscoechen gesetzes fur die heliotropische Ercheinungen bei Tieren. *Zentr. f. Physiol. XXVII, 1165-1168.* 1914.

**185.** Loeb (J.) and Maxwel (S.-S.). — Further proof of the identity of heliotropism in animals and plants. *Univ. Calif. Publ. Physiol., III, N. 17, 195-197.* 1910.

**186.** Loeb (J.) and Nortrop (J.-H.). — Heliotropic animals as photometers on the basis of the validity of the Bunsen — Roscoe for heliotropic reactions. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S., III, 539-544.* 1917.

**187.** Lœb (J.) and Wasteneys (H.). — The idendity of heliotropism in animals and plants. *Sciences, XLI, 328-330.* 1915.

**188.** — The relative efficiency of various parts of the spectrum for the heliotropic reactions of animals and plants. *J. Exp. Zool., XX, N. 2, 217-236.* 1916.

**189.** — A reexaminacion of the applicability of the Bunsen-Roscoe Law to the phenomena of animal Heliotropism. *J. Exp. Zool., XXII, N. 1, 187-192.* 1917.

**190.** Lubbock (J.). — On the sense of color among some of the lower animals. *J. Linn. Soc. Zool., XVI, 121-127.* 1882-83.

**191.** Ludloff (F.). — Untersuchungen über den Galvanotropismus. *Arch. f. d. gess. Physiol., LIX, 525-554.* 1895.

**192.** Lyon (E.-P.). — On Rheotropism (Rheotropism in Fishes). *Am. Journ. Phys., XII, 149-161.* 1904.

**193.** Mac Curdy (H.). — Some effects of sunlight on the Starfish. *Science, XXXVIII, 98-100.* 1913.

**194.** Mac Ginnis (M.-O.). — Reactions of Branchippus serratus to light, heat and gravity. *J. Exp. Zool., X, 227-239.* 1911.

**195.** Massart (J.). — Recherches sur les organismes inférieurs. III. La sensibilité à la gravitation. *Bull. Acad. Roy. belge, XXII, 158-167.* 1891.

**196.** — La sensibilité tactile chez les organismes inférieurs. *J. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles.* 1890.

**197.** Mast (S.-O.). — Reactions to temperature changes in Spirillum, Hydra and fresh water Planarians. *Am. Journ. Physiol., X, 165-190.* 1900.

**198.** — Light reaction in lower organisms. *J. Exp. Zool., III, 359-399.* 1906.

**199.** — Light reaction in lower Organisms. II. Volvox. *J. Comp. Neur. Psych , XVII, 99-180.* 1907.

**200.** — Reactions in Amœba to light. *J. Exp. Zool., N. 2, 265-277.* 1910.

**201.** — Reactions to light in marine Turbellaria. *Carnagie Inst. of Washington, Year Book, 9, 131-133.* 1910.

**202.** — Orientation in Euglena with some remarks on tropisms. *Biol Centrbl., XXXIV, 641-664.* 1914.

**203.** — Where are tropisms ? *Arch. Entw., XLI, 251-253.* 1915.

**204.** — The process of orientation in the colonial organism, Gonium pectorale, and a study of the structure and function of the eye-spot. *J. Exp. Zool., XX, 1-16.* 1916.

**205.** — The relation between spectral color and stimulation in the lower organisms. *J. Exp. Zool., XXII, 471-528.* 1917.

**206.** — Reversion in the sense of orientation to light in the colonial forms, Volvox Globator and Pandorina morum. *J. Exp. Zool., XXVII, N. 3, 367-390.* 1919.

**207.** Mayer (A.-G.) and Soule (C.-G.). — Somes reactions of Caterpillars and Moths. *J. Exp. Zool., III, 415-433.* 1906.

**208.** Meldensohn. — Sur le thermotropisme des organismes unicellulaires. *Trav. Soc. Nat. St-Petersburg, Sect. zool. XXV, 97,* 1895.

**209.** — Recherches sur la thermotaxie des organismes unicellulaires. *Thèse. Paris.* 1902.

**210.** Metschnikoff (E.). — Leçons sur la pathologie comparée de l'Inflammation. *Paris.* 1892.

**211.** Minkiewicz (R.). — Sur le Chlorotropisme normal des Pagures. *C. R. Ac. Sc., CXLVII, 1066-1069.* 1907.

**212.** — L'apparition rythmique et les stades du passage de l'inversion expérimentale du chlorotropisme chez les Pagures. *C. R. A. Cc. Sc., CXLVII, 1338-1340.* 1908.

**213.** — Sur le Chromotropisme et son inversion artificielle. *C. R. Ac. Sc., CXLIII, 785-787.* 1906.

**214.** — Le rôle des phénomènes chromotropiques dans l'étude des problèmes biologiques et psychophyslologiques. *C. R. Ac. Sc., CXLIII, 934-935.* 1906.

**215.** — Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures oxyrhinques. *Arch. Zool. Exp., VII, Notes et revues, XXXVII, LXVII.* 1907.

**216.** Mitsukury (K.). — Negative phototaxis and other properties of Littorina as factors in determinning its habitat. *Annot. Zool. Japon, IV, 1re Part., 1-59.* 1901.

**217.** Mœbius (K.). — Die Bewegungen der Tiere und ihr psychischer Horizont. *Kiel, 20 pp.* 1873.

**218.** Molisch (H.). — Ueber Heliotropismus in Radiumlichte. *S. R. K. Ak. Wien, CXXX, 305-318.* 1911.

**219.** Moore (A. R.). — Some facts concerning geotropic gatherings of Paramœcia. *Am. Journ. Phys., IX, 238-244.* 1903.

**220.** — On the nervous mechanism of the righting movements of the starfish. *Am. Journ. Phys., XXVII, N. 11, 207-211.* 1901.

**221.** — Concerning negative phototropism in Daphinia pulex. *J. Exp. Zool., V, N. 4, 573-575.* 1912.

**222.** — The negative phototropism of Diaptomus through the agency of caffein, strychnin and atropin. *Science, XXXVIII, 131-133.* 1913.

**223.** Moore (A. R.) and Goodspeed (T. H.). — Galvanotropic orientation in Gonium pectorale. *Univ. Calif. Publ. in Phys., IV, 17-23.* 1911.

**224.** Morgan (C. Lloyd). — Introduction to comparative Psychology, *382 p. p. London.* 1894.

**225.** Mouton (H.). — Sur le Galvanotropisme des Infusoires ciliés. *C. R. Ac. Sc., CXXVIII, 1247-1249.* 1899.

**226.** Nagel (W. A.). — Das Geschmacksinn der Actinien. *Zool. Anz., XV, 334-338.* 1892.

**227.** — Beobachtungen über das Verhalten einiger wirbelloser Thiere gegen galvanische und faradische Reizung. *Arch. f. d. gess. Physiol., LI, 624-631.* 1892.

**228.** — Fort gesetze Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wasserthieren. *Arch. f. d. gess. Physiol., LIII, 332-347.* 1892.

**229.** — Ueber Galvanotaxis, *Arch. f. d. gess. Physiol., LIX, 603-642.* 1895.

**230.** Nageli (C.). — Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihre Theile. *Beitr. z. wiss. Bot., II, 59-108.* 1860.

**231** Oltmanns (F.). — Ueber die photometrichen Bewegungen der Pflanzen. *Flora. LXXV, 183-266.* 1892.

**232.** — Ueber Phototaxis. *Zeitsch f. Bot. IX, 257-338.* 1917.

233. Ostwald (W.). — Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender Organismen. *Arch. Ges. Physiol., CXVII, 384-408.* 1907.

234. — Ueber die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu der Erscheinungen des tierischen Phototropismus. *Biochem Zeitschr. X, 1-30.* 1908.

235. Parker (G. H.). — The reactions of Metridium to food and other substances. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., XXIX, 107-119.* 1896.

236. — The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs at light. *Am. Journ. Physiol., X, N. 1, 28-34.* 1903.

237. — The phototropism of the mourning-cloak butterfly Vanessa antiopa L. *Mark. Anniv. vol, 453-459.* 1904.

238. — The reversal of ciliary movement in Metazoan. *Am. Journ. Physiol., XIII,, N. 1, 16 pp.* 1905.

239. — The reversal of the effective stroke of the labial cilia of sea-anemones by organic substances. *Am. Journ. Physiol., XIV, N. 1, 1-7.* 1905.

240. — The influence of light and heat on the movement of the melanophore pigment, especially in Lizard. *J. Exp. Zool, III, N. 3, 401-413.* 1906.

241. Parker (G. H.) and Arkin (L.). — The directive influence of light on the earthworm Allolobophora foetida (Sav.). *Am. Journ. Physiol., IV, 459-486.* 1901.

242. Parker (G. H.) and Burnett (F. L.). — The reactions of Planarians with and without eyes to light. *Am. Journ. Physiol., IV, 8, 373-385.* 1900.

243. Parker (G. H.) and Metcalf (C. R.). — The reactions of earthworms to salts: a study in protoplasmic stimulation as a basis of interpretating the sense of taste *Am. Journ. Physiol., XVII N. 1, 55-74.* 1906.

244. Patten (B.-M.). — A quantitative determination of the orienting reaction of the blowfly larva (Calliphora erythrocephala Meigen). *J. Exp. Zool., XVII, 213-280.* 1914.

245. — Reactions of the whiptail scorpion to light. *J. Fxp. Zool., XXIII, 251-275.* 1917.

246. Payne (F.). — The reactions of the blind fish Amblyopsis spelaeus to light. *Biol. Bull., XIII, N. 6, 317-323.* 1907.

247. Pearl (R.). — Some aspects of electrotactic reaction of lower organims. 3th *Rep. Michingan Ac. of Sc.* 1901.

248. — The movements and reactions of fresh-water Planarians. A study in animal behavior. *Quart. Journ. Mier. Sc., XLVI, 509-714.* 1903.

249. Pearse (A.-S.). — Reactions of Tubularia crocea Ag. *Am. Journ. Phys., XL,* N. 474, *401-407.* 1906.

250. — The reactions of amphibians to light. *Contr. f. Zool. lab. Mus. Comp. Zool. Harward Coll. Proc. Am. Ac. Arts and Sc., XIV, 6, 161-208.* 1910.

2

**251.** Pfeffer (W.). — Locomotoriscke Richtungsbewegungen durch chemische Reize. *Unters a. d. Bot. Inst. Tubingen, II, 363-482.* 1884.

**252.** — Ueber chemotaktische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Voldocinen. *Untersuch. Bot. Inst. Tübingen, II, 582-662.* 1888.

**253.** Pictet (A.). — Sur le prétendu hydrotropisme et géotropisme chez les Insectes. *Arch. Sc. phys. et nat., XXXIX, 187-190.* 1915.

**254.** — A propos des tropismes. Recherches expérimentales sur le comportement des insectes vis-à-vis des facteurs de l'ambiance. *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., 5e Sér., II, 423-550.* 1915.

**255.** — Les réactions des Insectes vis-à-vis de la lumière. *Bull. Inst. Nat. gen., XLIII, 25 pp.* 1915.

**256.** Plateau (F.). — Recherches expérimentales sur la vision chez les arthropodes. *Mém. cour. Ac. Sc. Sect. et B. A. Belgique, XLIII, 1-93.* 1889,

**257.** Platt (J.). — On the specific gravity of Spirostomum Paramœcium and the Tadpole in relation to the problem of geotaxis. *Am. Nat. XXXIII, 31-38.* 1899.

**258.** Polimanti (O.). — Ueber eine beim Phototropismus des Lasius niger beobachtete Eigentümlichkeit. *Biol. Centralbl., XXXI, 222-224.* 1911.

**259.** — Sul reotropismo nelle larve dei Batracî (Bufo e Rana). *Biol. Centralbl., XXXV, 36-39.* 1915.

**260.** Pouchet (G.). — De l'influence de la lumière sur les larves de Diptères privées d'organes extérieures de la vision. *Rev. et Mag. de Zool., Sér. 2, T. 23.* 1872.

**261.** Przibram (H.). — Experimental Zoologie Vitalitat. *2 vol. Leipzig vnd Wien.* 1913.

**262.** Putter (A.). — Studien über Thigmotaxis bei Protisten. *Arch. f. Phys., 243-302.* 1900.

**263.** Rabaud (Et.). — Immobilisation réflexe et immobilité simple chez les Arthropodes. *C. R. Soc. Biol., LXXIX, 930-934.* 1915.

**264.** — Influence du vent sur le vol des Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. France, XLIV, 383.* 1919.

**265.** — La lumière et le comportement des organismes. *Bull. Biol. A. Giard, LII, fasc. 4, 325-343.* 1919.

**265** *bis*. — Tropismes et tonus musculaire. *C. R. Ac. Sc., CLXXIII, N. 15, 606-608.* 1921.

**266.** Radl (E). — Ueber der Phototropimus einiger Arthropoden. *Biol. Centrbl., Bd. 21, 75-86.* 1901.

**267.** — Untersuchungen über den Phototropism der Tiere. *Engelmann. Leipztg.* 1903.

**268.** — Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. *Biol. Centrbl., XXVI, 677-690.* 1905.

**269.** Reaumur. — Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. *Amsterdam.* 1748.

**270.** Reese (A.-M.). — Observations on the Reactions of Cryptobranchus and. Necturus to light and heat. *Biol. Bull., XI, N. 2, 93-99.* 1906.

**271.** Rhumbler (L.). — Physikalische Analyse von Lebenercheinungen der Zelle. *Arch. f. Entw. mech. der Organismen, VII, 103-350.* 1898.

**272.** Roux (W.). — Ueber die Selbstordnung sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. *Arch. Entw. Mech., III, 381-468.* 1896.

**273.** — — Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfroches. (Rana fusca). — *Arch. f. Entw. Organismen, I, 43-202. Taf. I-III,* 1894.

**274.** Rose (M.). — Sur quelques tropismes. *C. R. Ac. Sc., CL, 1543-45.* 1909.

**275.** — — Recherches biologiques sur le Plankton. *Bull. Inst. Ocean, N. 276.* 1912.

**276.** Roth (A.). — Ueber das Verhalten beweglicher Organismen in stromen Flüssigkeit. *Deutsch. med. Wochenschrift, N. 15, 351-352.* 1893.

**277.** Ruttner (R.). — Ueber taglische Einwanderungen von Planktontiere unter dem Eise und ihre Abhangigkeit vom Lichte. *Intern. Rev. ges. Hydrob. Hydrogr., II, 397-423.* 1909.

**278.** Sachs (J.). — Ueber Emulsions figuren und Gruppirung der Schwarmsporen in Wasser. *Flora, LIX, 241-248 ; 257-264 ; 273-281.* 1876.

**279.** Schæffer (A.-A.). — Reactions of Amoeba to light and the effect of light on feeding. *Biol. Bull., XXXII, 191-194.* 1917.

**280.** Schewiakoff (W). — Sur la cause du mouvement progressif des Grégarines. *Zeit. Wiss. Z., LVIII, 340-354.* 1894.

**281.** Schmidt (B.). — Ueber Heliotropismus von Cereactis aurantiaca. *Biol. Centrbl., XXI, 538-589.* 1911.

**282.** Schull (A.-Fr.). — Biology of the Thysanoptera. *Am. Nat., XLVIII, 166-176.* 1914.

**283.** Schwartz (Fr.). — Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungsercheinungen von Chlamydomonas und Englena. *Ber. der deutsch. Bot. Ges., Bd. 2.* 1884.

**284.** Smith (A.). — The influence of Temperature, Odors, Sight and Contact on the movements of the Earthworm. *Am. Journ. Phys., VI, 459-486.* 1902.

**285.** Smith (B.-G.). — The life History and Habits of Cryptobranchus alleghenisensis. *Biol. Bull., 13, N. 1, 5-39.* 1907.

**286.** Stahl (E.). — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungen der — Desmidien nebst einigen Bemerkungen über den richtenden Einfluss des Lichtes auf Schwarmsporen. *Verh. phys. med. ges. Würsburg, XIV, 24-34.* 1879.

**287.** — — Ueber den Einfluss von Richtung und Starke der Beleuchtung auf eineige Bewegungsercheinungen in Planzenreich. *Bot. Zeit., XXXVIII, 297 et 294.* 1880.

**288.** Stange (E.). Ueber chemotactische Reizbewegungen. *Bot. Zeit , XLVIII, 107 ; III, 124-127 ; 138-142 ; 155-159 ; 161-166.* 1890.

**289.** Statkenwitsch (P.). — Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata. *Zeitsch. Allg. Physiol., V, 511-534.* 1905.

**290.** Statkenwitsch (P.). — Galvanotropismus und Galvanotaxis der Cilitia. IV und V. *Zeitsch. Allg. Physiol., VI, 13-43.* 1917.

**291.** Steinmann (P.). — Ueber Rheotaxis bei Tieren des fliessenden Wassers. *Verhandl. Natur. f. ges , XXIV, 2, pp.* 1913.

**292.** Strasburger (E.). — Wirkung des Lichtes und der Warme auf Schwarmesporen. *Jena. Zeitsch., XII, 551-626.* 1878.

**293.** Tagliaferro (W. H.). — Reactions to light in Planaria maculata with special reference to the function and structure of the eyes. *I. Exp. Zool., XXXI, N. 1, 59-116.* 1920.

**294.** Thomson (A.). — The system of animate Nature. *2 vol. London.* 1920.

**295.** Torelle (E.). — The response of the Frog to Light. *Amer. Journ. Physiol., IX, N. 6, 466-488.* 1903.

**296.** Torrey (H B.). — Note on Geotropism in Corymorpha. *Univ. Calif. Publ. Zool., VI, 223-224.* 1910.

**297.** Towle (E. W.). — A Study in the Heliotropism of Cypridopsis. *Bryn. Mawr. Monogr., I, N. 1, 345-365.* 1901.

**298.** Trembley (A.). — Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cônes, *Leide.* 1744.

**299.** Turner (C. H.). — The locomotions of Surface-feeding Caterpillars are not tropisms. *Biol. Bull., XXXIV, 137-148.* 1918.

**300.** Uexkull ( on J.). — Die Physiologie des Seeigelstachels. *Zeitsch. f. Biol., XXXIX, 73-112.* 1900.

**301** Verworn (M.). — Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen. *Iena, 219 pp.* 1889.

**302.** — Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. *Arch. f. d. gess. Physiol., XLV, 1-36* 1889 ; *XLVI, 267-303.* 1890.

**303** — Die Bewegung der lebendigen Substanz. *Iena, 103 pp.* 1892.

**304.** — Allgemeine Physiologie. *Iena.* 1895.

**305.** — Irritability. *New Haven.* 1913.

**306.** Wagner (G.). — On some movements and reactions of Hydra. *Quart. Journ. 585-624.* 1905.

**307.** Wallengren (H.). — Zur Kenntniss der Galvanotaxis. *Z. allg. Physiol., II, 341-384.* 1903.

**308** — Eine Analyse der Galvanotaxis bei Spirostomum. *Z. allg. Physiol., II, 516-555.* 1903.

**309.** Walter (H. E.). — The behavior of the Pond snail Lymnœus elodes say. *Cold spring Harb. Monogr., VI, 1-35.* 1905.

**310.** — The reactions of Planarians to light. *J. Exp. Zool. V, N. 2, 35-162.* 1907.

**311.** Werigo. — La Chimiotaxie négative des Leucocytes et des Phagocytes en général. *Arch. méd. exp., XVII, 585-632.* 1901.

**312.** Willem (V.). — Sur les perceptions dermatoptiques. *Bull. Sc. France et Belgique, XXIII, 329-346.* 1891.

**313**. Wilson (E. B.). — The Heliotropism of Hydra. *Am. Nat., XXV, 413-433.* 1891.

**314**. Yerkes (R.-M.). — Reaction of Entomostraca to stimulation by light. *Am. Journ. Phys., III, N. 4, 157-172,* 1899.

**315**. — Reactions of Daphnia and Cypris. *Am. Journ. Phys ; IV, N. 8, 406-422.* 1900.

**316**. — Modificability of behavior in Hydroïdes dianthus. *J. Comp. Neur. and Psych., XVI, 441-450.* 1906.

**317**. — The instincts, habits and reactions of the Frog. *Harvard Psychol. Studies. V, N. 1, 579-638.* 1903.

**318**. — The mutual relations of stimuli in the Frog Rana Clamata Daudin. *Harv. Psych. Stud., V, N. 2, 545-574.* 1906.

**319**. Yerkes (R. M.) and Huggins (G.). — Habit formation in the crawfich Cambarus affinis. *Harv. Psych. Stud., 565.* 1903.

**320**. Yung (E.). — Le sens de l'humide. *C. R. VI^e Cong. Int. Psych. Genève. 820-821.* 1909.

**321**. Zagorowski (P,). — Die Thermotaxis der Paramœcien. *Z. Biol., LXV, 1-12.* 1914.

# PRÉLIMINAIRES

## HISTORIQUE.

La question de Tropisme est de date relativement récente, du moins en ce qui concerne les animaux. Quelques faits avaient cependant été observés à son sujet bien avant que le mot ne fut inventé, puisque RÉAUMUR (**269**) signalait, dès 1748, le comportement d'insectes qui, attirés de nuit par la flamme ne se montrent pas le jour, ce dont RÉAUMUR induisait que, dans les espèces auxquelles appartiennent ces insectes, les mâles sont probablement attirés par les femelles au moyen d'une émission de rayons lumineux non perceptibles à l'œil humain.

TREMBLEY (**298**) remarqua de même, un peu plus tard que les « Mouches d'eau » se rassemblent sur la face éclairée d'un aquarium et suivent les mouvements de la lumière. Ces auteurs ne poussèrent pas la question plus avant, et, tandis que vers le milieu du dernier siècle, l'étude des Tropismes commence à prendre de l'importance chez les Botanistes, au fur et à mesure que s'améliore le microscope et que se vulgarise son emploi, le nombre des Zoologistes qui s'orientent vers des observations de ce genre demeure minime jusque vers 1890.

A peine peut-on citer CIENKOWSKY (**59**) qui note l'effet orientant de la lumière sur *Volvox* (1856) ; STRASBURGER (**292**) qui observe du Phototropisme cher les *Flagellés* (1878) ; ENGELMANN (**94**) qui remarque que le pôle oral des *Infusoires* est la partie de leur corps la plus sensible à la lumière et que ces animaux se placent autour d'une source d'oxygène (1882) ; LUBBOCK (**190**) qui voit les *Fourmis* se distribuer inégalement sous des lumières colorées, nombreuses dans le rouge, moins nombreuses dans le vert et le jaune, presque totalement absentes du violet (1882) ; GRABER (**113**) qui reconnaît l'influence de la lumière

sur l'orientation de certains animaux (1884) ; P. Bert (**15**) qui constate que les *Daphnies* se meuvent plus rapidement sous la lumière jaune ou verte que sous toute autre ; Verworn (**301**) enfin, qui, en 1889, établit le Phototropisme des *Volvox*.

C'est J. Loeb qui, le premier, systématise la question des Tropismes en apportant des expériences nombreuses, souvent impressionnantes, destinées à fonder une interprétation d'un mécanisme simpliste qu'il résume en ces termes : « La même cause qui impose son chemin à une pierre qui tombe ou détermine l'orbite d'une planète, détermine aussi le chemin que suit un papillon qui vient de naître. » Il suscite de nombreux disciples. Mais il advient que, dans cette question nouvelle, beaucoup de ceux-ci cèdent au besoin, sinon à la tentation, de créer des mots nouveaux destinés à nuancer des observations qui leur semblent nouvelles. Le résultat est une terminologie complexe et flottante qui favorise les incompréhensions mutuelles et transforme souvent une discussion de faits en querelle de mots.

Jennings, l'un des auteurs qui ont le plus écrit sur cette question, l'a interprétée dans un sens très personnel, différent de l'interprétation loebienne. Il a bien exposé le point faible de son adversaire dans un rapport présenté au VI^e^ Congrès international de Psychologie, à Genève, en août 1889 (**148**) et a, pour son compte, contribué à fixer le sens du mot *Tropisme*. « Le Tropisme, dit-il, comprend les réactions par lesquelles un organisme prend et maintient une orientation définie, par le jeu de quelque source externe de stimulation ». Ce n'est donc point le mouvement d'avance ou de recul sans orientation spéciale tel que le définissait Pfeffer (*Pflanzenphysiologie II*, p. 755) ni la réponse directe d'un animal à un stimulus externe telle que la concevait Washburn (*The animal mind*, p. 57). De plus, selon Jennings, les théories interprétatives des Tropismes ont souvent dépassé les faits. On a, par exemple, appliqué abusivement le concept de Tropisme à des champs de comportement où il n'était pas applicable ; il y eut fâcheuse tendance à uniformiser l'explication de réactions organiques, à voir, en somme, de la physico-chimie et rien que cela dans tous les phénomènes biologiques et spécialement chez les organismes inférieurs, à faire de ce terme de Tropisme un mot-fétiche, « explication nécessaire et suffisante dans tous les cas », comme a écrit G. Bohn (*Ann. Psych.* v. 12, p. 143, cité par Jennings) qui, d'ailleurs, proteste contre cette attitude. Or, en fait, si l'on admet l'orientation comme phénomène essentiel du Tropisme, le nombre des réactions auxquelles elle s'applique est assez réduit. On ne la trouve que dans les cas suivants : lumière d'un seul côté (Phototropisme), gravité (Géotropisme), courant d'eau (Rhéotropisme), courant électrique constant (Galvanotropisme).

De ces stimuli, seuls les trois premiers sont naturels, nous voulons dire jouent un rôle dans la vie normale des animaux. Le reste n'est selon un mot de Loeb appliqué par cet auteur au seul Galavanotropisme que « du tropisme de laboratoire », utile assurément pour renseigner sur les pouvoirs de réactions des organismes, mais sans emploi dans leur biologie normale. Autour des deux noms de Loeb et Jennings se groupent de très nombreux chercheurs dont la plupart ont étudié les faits plutôt qu'essayé de théoriser, ceux que nous avons appelés sans plus les Expérimentateurs. Il y a aussi quelques adversaires.

## TERMINOLOGIE

Nous croyons utile d'indiquer les termes habituellement en usage dans l'étude de la question des Tropismes·

En Amérique, en Angleterre et en France, l'emploi du mot Tropisme prédomine, tandis que les Allemands se servent plus volontiers du mot Tactisme ou Taxisme (Taxis). L'attraction se désigne par l'adjectif *positif*, la répulsion par l'adjectif *négatif*.

Le *Phototropisme* (Syn. *Héliotropisme*, *Hélio* ou *Phototaxisme*) a pour stimulus la lumière. Ses succédanés sont le *Chromotropisme* dont le stimulus est la lumière colorée, et le *Chlorotropisme* dont le stimulus est la lumière verte.

Le *Géotropisme* (Syn. *Géotaxisme*) a pour stimulus la pesanteur.

Le *Chimiotropisme* (Syn. *Chemotaxisme*) a pour stimulus les substances chimiquement définies.

Le *Rhéotropisme* (Syn. *Rhéotaxisme*) a pour stimulus les courants d'eau.

L'*Anémotropisme* (Syn. *Anémotaxisme*) a pour stimulus le vent.

Le *Stéréotropisme* (Syn. *Stéréotaxisme*, *Thigmotaxisme*, *Haptotropisme*) a pour stimulus le contact. Il comporte comme variété le *Goniotropisme*, sorte de Stéréotropisme avec recherche des angles.

L'*Hygrotropisme* (Syn. *Hygrotaxisme*, *Hydrotropisme*, *Hydrotaxisme*) a pour stimulus l'humidité.

*Aérotropisme* (Syn. *Aérotaxisme*) a pour stimulus l'air statique. Quelques auteurs ont voulu en séparer l'*Aéroïdotropisme* dont le stimulus serait les autres gaz que l'air.

Le *Galvanotropisme* (Syn. *Galavanotaxisme*) dont le stimulus est le courant électrique constant.

Le *Cytotropisme* (Syn. *Cytotaxisme*) dont le stimulus est l'action mutuelle des cellules les unes sur les autres.

Le *Traumatotropisme*, dont le stimulus serait un choc, une blessure...

Signalons, en passant, que PRZIBRAM (**261**) et un certain nombre d'auteurs réservent le mot *Tropisme* aux réponses des animaux fixes et nomment *Taxisme* les réponses des animaux libres, distinction habituellement inutilisée.

En dehors des Tropismes orthodoxes, il existe « des réactions motrices résultant des changements d'intensité d'un agent externe » que CUÉNOT (**71**) a proposé d'appeler en français des *Pathies* (terme employé sous sa forme anglaise par DAVENPORT) et que LOEB appelle Untershiedsempfindlichkeit et BOHN, sensibilité différentielle.

## PORTÉE DE LA QUESTION

La question des Tropismes se présente de la façon suivante :

Il s'agit de rechercher et d'expliquer ce qui détermine les animaux à se mouvoir, et à se mouvoir de préférence dans certaines directions précises.

L'opinion commune — je ne dis pas des Naturalistes, mais du public — professe que l'animal se meut parce qu'il est vivant et que c'est la poursuite de son bien-être ou la fuite de son mal-être qui détermine le choix des directions qu'il suit. La vie est assez généralement entrevue comme un principe spirituel, par conséquent dégagé des lois de la matière, se superposant à elle dans le vivant, capable de spontanéité, et dirigeant l'animal par l'instinct. Bien que les mots « vie » et « instinct » demeurent assez vagues, mal définis, l'explication suffit à beaucoup parce qu'elle paraît s'imposer comme nécessaire pour expliquer la comportement animal. Ceux qui tiennent pour vrai ce dualisme d'éléments constitutifs de l'être vivant sont des *Vitalistes* qui, lorsqu'ils professent *ex cathedrà* leur système, empruntent leurs arguments à la fois à la spéculation intellectuelle et à l'observation des faits naturels.

Ils ont pour adversaires la plupart des naturalistes contemporains qui leur opposent que la Philosophie n'a rien à voir dans l'explication des faits naturels, que les phénomènes matériels portent en eux la raison totale de leur existence, qu'au demeurant le *Monisme* qu'eux-mêmes professent pour des raisons qu'ils jugent péremptoires, justifie, dans l'interprétation de la vie, la nécessité d'un déterminisme purement mécanique, seul capable d'expliquer l'activité des êtres vivants comme celle des êtres inanimés, qu'au surplus, si les mots « instinct » et « vie » demandent des précisions de définition que les Vitalistes ne

peuvent fournir, c'est précisement parce qu'ils ne correspondent à rien de réel et qu'eux-mêmes, Mécanistes, sont seuls aptes à leur donner un sens en les ramenant à des manifestations d'une activité limitée comme origine et développement à des phénomènes strictement matériels.

Par exemple, en face d'une chenille qui grimpe le long d'une tige, les Vitalistes diront : « Cet animal agit librement par *attrait* d'un bourgeon qui sollicite leur appétit », les Mécanistes : « Cet animal agit mécaniquement par *attraction* impérative d'un stimulus, d'un tropisme, en l'espèce du Géotropisme négatif, ou du Phototropisme positif, ou des deux. »

Mon maître, M. Cuénot, a clairement exposé la question des Tropismes (**71**) : « Le comportement des animaux inférieurs, dit-il, n'est pas le résultat d'actes volontaires ; chaque être est pourvu héréditairement d'une certaine sorte de sensibilité à l'oxygène, à la lumière, aux contacts, à la gravité, à la salure, etc... et à chaque instant il réagit aux modifications incessantes du milieu ; les réactions enchevêtrées sont encore compliquées par les changements de signe des tropismes et pathies, par l'effet des influences passées qui laissent dans l'animal une trace se traduisant par des rythmes, des habitudes, des phenomènes associatifs. Quand on examine le comportement de l'animal dans son milieu, on a l'illusion que ses réactions sont généralement adaptatives et propres à assurer sa conservation ; cela tient à ce que l'habitat d'une espèce lui est précisément imposé par ses réactions : c'est parce qu'un ver de terre présente du géotropisme positif, une photopathie négative et une stéréopathie positive qu'il reste caché pendant le jour dans sa galerie, à l'abri des oiseaux, et ne sort que la nuit ; une certaine hydropathie et thermopathie le conduit à s'enfoncer profondément lorsque le sol se dessèche ou se refroidit, ce qui le met à l'abri de la dessication et de la gelée. C'est parce que les Coccinelles ont à certains moments un géotropisme négatif qu'elles grimpent au sommet des plantes et rencontrent, fixés dans les régions les plus tendres les Pucerons dont elles se nourrissent ; c'est parce que la sangsue *Branchellio* présente une sensibilité différentielle qui la fait s'ériger au passage d'une ombre qu'elle peut atteindre au passage la torpille sur laquelle elle vit en parasite. Comme la sélection destructive élimine immédiatement les individus que leurs réactions amènent dans un milieu qui n'est pas adéquat à leur physiologie, à leurs moyens de protection, à leur mode de reproduction, on comprend que les espèces actuelles ont un comportement qui dans l'ensemble est adaptatif. »

## PLAN DE CE TRAVAIL

Nous avons l'intention d'examiner ici cette question des Tropismes animaux dans l'ordre suivant :

Nous exposerons d'une façon purement objective, en empruntant le plus souvent aux auteurs les termes mêmes de leurs propres exposés :

1° Les théories des Tropismes, orthodoxe et hétérodoxe ;

2° Les travaux des Naturalistes qui se sont occupés d'expériences à ce sujet ;

3° Les arguments et preuves des adversaires de ce système ;

4° Nous discuterons ensuite la question en apportant la contribution de nos expériences personnelles, spécialement sur les chenilles de *Leucoma phaeorrhaea* et l'escargot *Helix arbustorum*.

# PREMIÈRE PARTIE

# LES THÉORICIENS

## § I. — JACQUES LŒB

### EXPOSÉ DU SYSTÈME

La théorie des Tropismes de Lœb, présente le grand avantage de former un tout complet très cohérent et de portée générale clairement expliqué par son auteur.

Lœb (**181**) l'a formulée lui-même en 1914 dans son ouvrage : « La Conception mécanique de la Vie ». Nous ne saurions mieux faire que de lui emprunter son texte.

« Une conception mécanique de la Vie n'est complète que si elle comporte une explication physico-chimique des phénomènes psychiques » (p. 43). « Il m'a semblé qu'il serait possible de découvrir les lois physico-chimiques qui régissent les mouvements en apparence irréguliers des animaux, et que les mots « volonté animale » n'expriment que notre ignorance des forces qui imposent aux animaux la direction de leurs mouvements en apparence spontanés, d'une manière aussi rigoureuse que la gravité impose aux planètes leurs mouvements » (p. 44). « La solution scientifique du problème de la volonté consiste à trouver les forces qui déterminent les mouvements des animaux et à

découvrir les lois selon lesquelles ces forces agissent. Il faut donc obliger sous l'influence d'agents externes, un certain nombre d'individus d'une espèce animale donnée à se mouvoir avec leur appareil locomoteur, dans une direction déterminée » (p. 45). « Deux facteurs gouvernent le mouvement de progression des animaux : la structure symétrique de l'animal et l'action photochimique de la lumière. L'action directrice exercée par la lumière sur les animaux et les plantes est, en dernière analyse, due au fait que la vitesse de certaines réactions chimiques dans les cellules de la rétine ou d'autres régions photosensibles des organismes est modifiée par la lumière. En faisant croître l'intensité de la lumière, la vitesse de certaines réactions chimiques, par exemple des oxydations, s'accroît » (p. 48). D'autre part « la symétrie de l'animal existe au sens chimique aussi bien qu'au sens anatomique, c'est-à-dire que les régions symétriques du corps sont chimiquement identiques et ont le même métabolisme, tandis que les régions non symétriques sont chimiquement différentes et ont, en général, un métabolisme quantitativement et qualitativement différent » (p. 48). Et donc, « avec une illumination égale des deux rétines, les groupes symétriques de muscles des deux moitiés du corps doivent recevoir des excitations chimiques égales, et, par suite, atteindre un degré égal de contraction, tandis que, quand la vitesse de réactions est inégale, les muscles symétriques d'un côté du corps sont mis en action plus fortement que du côté opposé. Le résultat d'une telle inégalité d'action de muscles symétriques des deux côtés du corps est un changement dans la direction des mouvements de la part de l'animal » (p. 50).

« Les phénomènes héliotropiques sont déterminés par les vitesses relatives des réactions chimiques qui se produisent au même moment dans les éléments symétriques de la surface d'un animal. Il y a une seconde classe de phénomènes qui sont déterminés par une variation brusque de la vitesse des réactions chimiques dans les mêmes éléments de surface. » C'est ce que Lœb nomme « Unterschiedsempfindlichtkeit » (sensibilité différentielle, p. 71).

L'auteur ajoute (p. 82) : « Qu'on me permette d'ajouter quelques remarques relatives à l'application possible des recherches sur les Tropismes... Ces expériences peuvent avoir une valeur pour l'Ethique. La plus haute manifestation de l'Ethique, l'acte d'êtres humains sacrifiant leur existence pour une idée, ne peut se comprendre ni du point de vue utilitaire, ni du point de vue de l'impératif catégorique. Il serait possible que, sous l'influence de certaines idées, il se produisît des modifications chimiques, par exemple des sécrétions internes dans le corps capables d'accroître la sensibilité à un degré tellement innaccou-

tumé que l'homme devienne l'esclave de ces excitations, exactement comme les Copépodes le deviennent de la lumière quand on ajoute de l'acide carbonique dans leur eau. »

## TRAVAUX DE LŒB

### § I. — PHOTOTROPISME

A. — Lœb a étudié le Phototropisme chez les plantes, chez des animaux fixés, chez les animaux mobiles.

1. Chez des Plantes (**174**). — Il constate à nouveau le fait connu : les tiges se dirigent en général dans leur croissance vers la lumière (sont phototropiques positives), les racines la fuient (sont phototropiques négatives). Il observe que le Phototropisme se manifeste mieux à l'extrémité des tiges et racines qu'ailleurs, ce qu'il interprète : le Phototropisme est déterminé par des rayons du spectre d'une certaine longueur d'ondes et peut-être par quelques rayons ultra-violets. Nous ignorons en partie l'efficacité phototropique relative de chaque partie du spectre. Il y a probablement division du travail, les plus courtes longueurs d'onces accélérant le Phototropisme, les plus longues l'annihilant, car les rayons les plus réfrangibles (vert, bleu, violet) sont plus phototropiques que les moins réfrangibles (rouge). Si le Phototropisme se manifeste mieux aux parties terminales des tiges et racines, c'est probablement parce que ces parties sont plus tendres, donc plus flexibles que les autres. Quant à ce que sont ces réactions en elles-mêmes, Lœb les déclare inconnues : il suppose seulement que la lumière accélère l'oxydation dans les tiges et la retarde dans les racines.

2. Chez les animaux fixés. — *Eudendrium*, un Hydroïde, se courbe vers la lumière dès le bas de la tige et jusqu'à ce que son grand axe de symétrie coïncide avec les rayons lumineux qui l'éclairent. Les rayons les plus réfrangibles sont les plus phototropiques.

*Spirographis Spallanzi,* un Tubicole, se secrète un tube d'aspect et de consistance cartilagineux. Ce tube prend la forme imposée par le Phototropisme et la conserve après extraction de l'animal.

*Serpula uncinata* possède un tube calcaire. Une colonie étant placée horizontalement après avoir été prise verticale, les têtes des animaux qui en sortent se tournent vers la lumière et ces animaux secrètent leur tube, qui forme alors un angle avec les premiers, dans la direction de la source lumineuse. Lœb conclut que ce phénomène

est en tout comparable avec ce qui se passe chez les plantes en semblable occasion.

3. Chez les animaux mobiles. — En aquarium, les larves d'*Eudendrium* nagent vers le côté lumineux et s'y arrêtent. Si on tourne l'aquarium, elles opèrent un mouvement de conversion correspondant qui les ramène vers le côté lumineux. Toutefois, alors que la lumière bleue a la même valeur excitatrice que la lumière blanche, la lumière rouge n'occasionne pas le phénomène. Lœb opine : « Je crois qu'il s'agit ici, non de l'expression d'une émotion, mais d'un état purement mécanique et obligatoire » (**174** p. 125).

*Les jeunes chenilles de Porthesia chrysorrhœa.* — Placée dans un tube à essai posé horizontalement sur une table, dans une chambre éclairée par une seule fenêtre, de façon que le grand axe de ce tube soit perpendiculaire au plan de la fenêtre, elles se dirigent toutes rapidement du côté de la fenêtre et se groupent à l'extrémité du tube. Si ce tube est retourné de bout en bout, elles renouvellent leur mouvement.

Si le tube fait un angle avec le plan de la fenêtre, elles se rassemblent à l'extrémité le plus proche de la fenêtre.

Si le tube est placé parallèlement à la fenêtre, les Chenilles s'éparpillent à sa partie supérieure.

Si le tube est placé perpendiculairement à la fenêtre, mais de manière qu'un pinceau lumineux éclaire seulement son extrémité côté chambre, les animaux déposés à cette extrémité rampent directement vers la fenêtre et, sans hésitation passent directement de la partie directement éclairée du tube, dans celle qui ne l'est que par lumière réfléchie : ils vont se grouper à l'extrémité fenêtre du tube, montrant ainsi, dit Lœb, que leur orientation est déterminée par la direction des rayons et non par des différences d'intensité de la lumière en divers points de l'espace.

Le tube étant perpendiculaire à la fenêtre et les chenilles groupées à son extrémité côté fenêtre, si l'on recouvre par moitié le tube de ce côté avec une boîte opaque, on voit bientôt les animaux apparaître à la limite entre la partie sombre et la partie éclairée du tube et s'y grouper « at the top of the test tube ». Ils y sont attirés par les rayons réfléchis par les murs de la chambre. Mais dès qu'ils viennent à la lumière, ils sont à nouveau sollicités par la lumière directe, d'où ils ont une tendance à repartir dans la direction de la fenêtre. Finalement, ils se mettent en équilibre phototropique à la limite des deux zônes éclairée et sombre.

Si, enfin, le tube placé perpendiculairement à la fenêtre est divisé en deux parties dont l'une, côté chambre, est transparente, l'autre,

côté fenêtre, opaque, excepté sur une ligne longitudinale de 2mm. de largeur, les chenilles rampent à l'extrémité de la partie opaque, bien que, remarque Loeb, elles y reçoivent moins d'éclairement que dans la partie claire, et, ce, parce que ce qui les attire, ce n'est pas l'intensité lumineuse mais la direction des rayons.

La qualité spéciale des rayons a, au point du vue phototropique, une valeur variable. Ainsi, s'il y a devant la fenêtre un écran bleu, le tube étant placé perpendiculairement à cette fenêtre, le phénomène se produit exactement comme dans le cas de lumière blanche. S'il y a un écran rouge projetant une lumière qui ne couvre que la moitié du tube côté fenêtre, le reste du tube recevant la lumière blanche, les chenilles se comportent comme si le rouge était du noir, ou à peu près. Si la fenêtre est complètement obstruée par un écran rouge, les mouvements des chenilles vers le côté fenêtre du tube s'accomplit lentement et irrégulièrement. Si le tube est couvert, côté fenêtre, en rouge, et côté chambre, en bleu, les animaux se rassemblent sous le bleu, à la limite des deux couleurs. Si, dans les mêmes conditions, le tube est posé parallèlement à la fenêtre, elles s'éparpillent sous le bleu à la partie supérieure.

Si d'ailleurs, dans toutes ces expériences, il y avait, au lieu d'une fenêtre, plusieurs fenêtres, le mouvement des chenilles s'opérerait vers celle qui serait la plus proche d'elles. D'où Loeb conclut qu'une intensité lumineuse constante agit comme une constante source d'excitation. La seule différence qu'il voit entre l'effet que la lumière produit sur les animaux et celui qu'elle produit sur les plantes est que, sur les animaux, les rayons les moins réfrangibles ne sont pas complètement ineffectifs tandis qu'ils semblent l'être sur les plantes.

Le caractère d'obligation phototropique est bien marqué par le fait que les jeunes chenilles de *Porthesia* restent au côté phototropique du tube pendant un temps indéfini même si l'autre côté est ouvert. Elles ne sont donc pas influencées par l'instinct de la conservation.

*Chez quelques papillons de nuit, Sphinx euphorbiae et Bombyx lanestris.* — Réaumur (**269**) constatait déjà que l'on ne voit pas voler de jour les papillons de nuit. Fait singulier, remarquait-il. Moins singulier qu'il ne le paraît, dit Loeb, et qui s'explique par ceci que le Phototropisme de ces papillons est obstrué, le jour, par quelques facteurs qui n'existent pas de nuit. Car, en réalité, les Lépidoptères sont photrotropiques positifs. Placés, la nuit, dans une chambre, ils se rassemblent à l'aube du côté fenêtre de la boîte transparente où on les a enfermés.

Si on les sollicite à la fois par la lumière du jour et par une lampe, ces deux sources de lumière étant à égale distance l'une de

l'autre, ils vont vers la fenêtre. Si la lampe est plus rapprochée d'eux que la fenêtre, ils vont à la lampe. Ils ne préfèrent donc pas une lumière, mais sont attirés par celle dont l'intensité est la plus forte.

Ils subissent d'ailleurs l'action des rayons colorés : leurs mouvements sont déterminés par les rayons les plus réfrangibles du spectre. Si un écran rouge est placé sur le côté fenêtre de leur boîte transparente ils se dirigent du côté chambre ; si c'est un écran bleu, du côté fenêtre. Ces papillons ont des variations périodiques d'irritabilité photrotopique correspondant aux changements du jour et de la nuit. Ainsi, entre 6 heures et 12 heures, ils ne bougent pas, quelles que soient les conditions lumineuses qu'on leur impose. Loeb en a observé un qui demeura immobile de 4 heures à 16 heures et, le lendemain, de 4 heures à 21 heures.

*Chez les pucerons des rosiers (Aphis rosae).* — Quand ces animaux n'ont pas d'ailes, ils ne réagissent pas à la lumière, qu'on les observe, soit en liberté, soit au laboratoire, en faisant varier l'éclairement.

Quand ils sont ailés, leur orientation est si extraordinairement définie que Loeb n'hésite pas à les qualifier « the most suitable animals we have for demonstrating the phenomen of heliotropism ». On peut, en effet, répéter sur eux toutes les expériences faites sur les chenilles de *Potthesia*.

Comme les Lépidoptères, ils rampent en lumière diffuse et s'envolent au soleil.

A remarquer que si, les ayant maintenus pendant quelques heures à l'ombre dans un tube, on éclaire ce tube avec une lampe, ces animaux ne bougent pas, excepté si l'on secoue le tube, auquel cas ils s'orientent vers la rampe.

*Chez les fourmis.* — Avant l'époque nuptiale, elles ne réagissent pas à la lumière. Un Phototropisme positif très prononcé est déterminé chez les fourmis ailées par la maturité sexuelle. Elles volent alors accouplées.

Ces fourmis ailées se comportent en tout comme les chenilles de *Porthesia* et les pucerons ailés. En particulier, elles s'envolent dès que le soleil frappe leur nid.

Les femelles semblent réclamer pour se mettre en mouvement une intensité lumineuse plus considérable que les mâles.

Les fourmis travailleuses, même en temps nuptial, ne manifestent aucun Phototropisme.

*Chez les Larves de Musca vomitoria.* — Elles ont un Phototropisme négatif. Lorsque le soleil les frappe, elles s'éloignent dans une direction qui est si mathématiquement celle des rayons lumineux qu'on les

croirait, dit Loeb, empalées par ces rayons. Si une ombre survient, elles en longent le bord.

Ce sont surtout les rayons qui frappent la tête de ces animaux qui déterminent leur orientation, car si la tête est maintenue à la lumière, le reste du corps à l'ombre, ils s'orientent immédiatement.

Ce sont les rayons les plus réfrangibles qui agissent.

Comme les larves sont aveugles, Loeb en conclut que leur Phototropisme est une caractéristique, non de leurs yeux, mais de leur protoplasme.

Il y a lieu de signaler un phénomène bizarre. De très jeunes larves de *M. Vomitoria*, frappées par une lumière intense, tournent leur face ventrale à la lumière sans orientation. Cette attitude n'est déterminée que par la lumière blanche, jamais par une lumière colorée, même bleue.

Loeb dit avoir confirmé l'identité du Phototropisme végétal et de celui des animaux suivants : Crustacés (*Gammarus locusta* et *Cuma Rathkei)* ; vers de terre, limaçons, sangsues, planaires, infusoires, hydres, toutes les chenilles de Lépidoptères, la grande majorité des insectes ailés.

B. Variations des réactions phototropiques. — Il est certain que des animaux de même espèce ne manifestent pas tous la même intensité de réaction phototropique, ni le même signe de Phototropisme, et qu'un même animal subit, dans le cours de son existence, des variations de signe.

Ainsi l'adjonction d'un peu d'acide faible à l'eau du milieu change le signe phototropique des *Cyclops*. Ces Crustacés sont, en général, phototropiques positifs, mais il en est d'indifférents à la lumière et de phototropiques négatifs. Un peu d'acide chlorhydrique ou carbonique ajouté à l'eau de leur aquarium les rend tous phototropiques positifs. L'adjonction d'alcalin au milieu acidulé les ramène à leur état antérieur. Les mêmes phénomènes sont obtenus sur des Copépodes, *Gammarus* d'eau douce et *Volvox*.

De même les chenilles de *Porthesia chrysorrhaea* sont très phototropiques positives à jeun. Alimentées, elles perdent leur sensibilité phototropique.

*Limulus polyphemus*, phototropique positif à l'éclosion, devient phototropique négatif plus tard, tandis que les *Larves de Mouche*, d'abord phototropiques négatives deviennent dans la suite phototropiques positives.

En faisant varier la température, on peut faire varier presque à volonté le signe phototropique des animaux observés. Chez les *Daphnies*, un abaissement de température accroît le Phototropisme positif.

La variation de concentration de l'eau de mer agit de même sur le Phototropisme des animaux marins : les *Larves de Polygordius,* un annélide, placées dans de l'eau de mer diluée d'eau douce, deviennent photropiques négatives alors qu'elles étaient phototropiques positives. Si on reconcentre l'eau de mer, on ramène au positif leur Phototropisme négatif.

La sexualité a aussi son influence, ainsi que nous l'avons déjà mentionné dans le cas des *Fourmis* ailées, phototropiques positives seulement à l'époque nuptiale. Hors ce temps, les Fourmis ne réagissent pas à la lumière.

La lumière elle-même joue son rôle sur le sens du Phototropisme. Les *Nauplius de Balanes* sont phototropiques positifs. Si on les conserve dans une chambre éclairée au gaz, ils conservent ce signe. Si, au contraire, ils sont exposées à une forte lumière, ils deviennent phototropiques négatives, et ceci d'autant plus vite que la lumière est plus forte.

Lœb observe de plus, comme phénomène assez général, que lorsqu'un animal possède un Phototropisme de signe variable, s'il est susceptible d'user de divers modes de locomotion (par natation et reptation ou vol et marche), il exécute de la façon la plus gracieuse, c'est-à-dire la plus normale, les mouvements phototropiques positifs, et de la façon la plus grossière, la moins adéquate à son tempérament, les mouvements phototropiques négatifs. Ainsi, les larves de *Limulus polyphemus,* quand elles ont un Phototropisme positif, nagent, et rampent en cas de Phototropisme négatif.

Dans un tube vertical, les mêmes animaux se répartissent, les phototropiques positifs à la surface de l'eau, les phototropiques négatifs au fond.

C. Sensibilité différentielle. — Il y a Phototropisme quand l'orientation produite par le stimulus lumineux est impérarif. Mais il peut se produire des phénomènes déterminés par une variation brusque de l'intensité lumineuse. Lœb y voit quelque chose de différent d'un Tropisme qu'il nomme « Unterschiedsempfindlichkeit ».

*Spirographis* et *Serpula* rétractent leurs tentacules quand une ombre, même légère, passe devant l'aquarium où ils sont conservés. Mais une surintensité lumineuse n'a aucun effet sur eux.

*Les Planaires* et les *Vers de terre* réagissent aussi bien à l'accroissement qu'au décroissement de la lumière. L'accroissement les agite, le décroissement les calme. On pourrait croire que dans ces phénomènes il s'agit de Phototropisme franc. C'est faux, car, dit Lœb, leur comportement est, dans le cas de Phototropisme, fonction de la constance

d'intensité lumineuse, et, dans le cas de sensibilité différentielle, du changement de cette intensité.

Il ne semble pas que, même d'après Lœb, ce soit la brusquerie du changement de lumière qui agisse sur eux, mais le fait de ce changement lui-même, car il les présente comme doués d'une sensibilité plus aiguë que les autres pour les différences de lumière dans deux expériences où l'éclairement ne varie pas. Un cristallisoir cylindrique étant placé devant une fenêtre, on en couvre une faible partie de papier noir de façon qu'une zône ne soit pas éclairée directement par les rayons lumineux. Des *Planaires d'eau douce* (animaux ayant de la sensibilité différentielle, animaux *photokinétiques*, comme il les appelle) se réfugient dans cette partie la moins éclairée.

Dans un cristallisoir analogue, exposé devant une fenêtre, où il place à la fois des animaux phototropiques positifs, des animaux phototropiques négatifs et des *Planaires*, il constate qu'ils se groupent aux extrémités d'un diamètre, les premiers, côté fenêtre, les seconds, côté chambre, et les Planaires, à l'extrémité du diamètre perpendiculaire au précédent, en somme, encore dans les régions les moins éclairées du cristallisoir (**173** p. 288).

D. Caractère orientant du Phototropisme. — « Une masse de faits considérable, dit Lœb, nous donne le droit d'admettre que l'action directrice exercée par la lumière sur les animaux et les plantes est, en dernière analyse, due au fait que la vitesse de certaines réactions chimiques dans les cellules rétiniennes ou d'autres régions photosensibles des organismes est modifiée par la lumière. En faisant croître l'intensité de la lumière, la vitesse de certaines réactions chimiques, par exemple des oxydations, s'accroît » (**178** p. 48).

Deux faits gouvernent le mouvement de progression des animaux sous l'influence de la lumière : la structure symétrique de l'animal, et l'action photochimique de la lumière.

« La symétrie de l'animal existe au sens chimique aussi bien qu'au sens anatomique. Les régions symétriques du corps ont le même métabolisme, tandis que les régions non symétriques ont, en général, un métabolisme quantitativement et qualitativement différent » (**178** p. 48). De plus, il est reconnu que le pôle oral est plus irritable que le pôle aboral et que des points correspondants de la face ventrale et de la face dorsale ont une inégale irritabilité (p. 167). D'où, en somme, les centres de plus grande photosensivité sont au pôle oral, face dorsale.

Si la lumière frappe un côté de l'animal, il y a des changements (dont nous ignorons la nature) dans les tissus éclairés, changements

déterminant la tension ou le relâchement des muscles ou des éléments anatomiques faisant fonction de muscles. Nous ne savons d'ailleurs pas pourquoi la lumière produit tantôt tension et tantôt relâchement (**178** p. 51, note). Ces mouvements musculaires déplacent automatiquement l'animal, en cas de tension vers la source de lumière, et en cas de relâchement, par tension du muscle antagoniste, loin d'elle. Aussitôt que, grâce à l'éclairement symétrique de deux points symétriques du corps, les muscles cessent d'être excités, l'animal reprend sa direction dans les sens des rayons lumineux.

Que tout en suivant cette direction, l'animal exécute quelquefois des zig-zags d'un angle d'ailleurs faible, c'est un fait patent. L'amplitude de ces oscillations varie avec les animaux et varie aussi chez chaque animal. On a remarqué que ces oscillations sont plus considérables quand l'intensité lumineuse diminue. Cela peut s'expliquer par des modifications chimiques qui rendent compte d'une façon analogue des renversements de signe phototropique. Il a été signalé, par exemple, que l'acide augmente la sensibilité phototropique positive. Or, tout animal produit constamment de l'acide dans ses cellules, et aussi, sans doute, des neutralisants de l'acide, des « anticorps phototropiques » (**175**). Ses réactions chimiques internes doivent donc déterminer des à-coups continuels dans sa marche à la lumière, pour lesquels il n'est nullement nécessaire de faire appel « à la théorie non scientifique de l'essai et erreur » (**178** p. 58). Voici, d'ailleurs, deux preuves frappantes, entre beaucoup, de l'orientation déterminée par les rayons lumineux (**173**).

Des larves de *Limulus polyphemus* sont placées dans un cristallisoir éclairé obliquement selon une des cordes de la circonférence supérieure. Les animaux se groupent dans une zône étroite côté chambre. Si le cristallisoir est tourné de 180°, ils retournent aussitôt du nouveau côté chambre, en ligne droite. Ils se regroupent, non à l'extrémité du diamètre du cristallisoir perpendiculaire à la fenêtre, mais de la corde tracée par les rayons lumineux.

Si l'on a disposé le cristallisoir de manière que sa moitié côté fenêtre soit sous l'ombre portée par le cadre de cette fenêtre, l'autre moitié étant éclairée, les animaux placés côté fenêtre, à l'extrémité du diamètre perpendiculaire à la fenêtre, opèrent leur mouvement d'éloignement en deux temps : *a*) d'abord selon le diamètre perpendiculaire à la fenêtre jusqu'à la limite de l'ombre, *b*) selon la direction des rayons lumineux, de la limite de l'ombre à la paroi du cristallisoir. Donc ce n'est pas le « love for the ligth » qui les dirige, mais ce sont les rayons lumineux qui leur imposent leur direction.

Les erreurs des observateurs à ce sujet viennent sans doute de ce

que, assez souvent, ils prennent pour des phénomènes phototropiques des phénomènes de sensibilité différentielle.

Bauer ayant reproché à Lœb de ne pas tenir compte de la direction des rayons lumineux dans les mouvements du Plankton, de n'avoir pas observé, par exemple, que *Mysis* n'est phototropique que pour des rayons horizontaux, Lœb (**179**) lui répond que la direction de la lumière n'a aucune importance dans ce cas, c'est-à-dire en somme que c'est un cas non de Phototropisme, mais de Photopathie.

Les phénomènes phototropiques chez les animaux sont du même ordre que chez les plantes : ils ressortissent à la physico-chimie.

Lœb et Maxwell (**185**) ont établi que, jusque dans le détail de l'effet des couleurs spectrales, l'identification est possible. Ainsi, Sachs montrait que les plantes n'ont pas de Phototropisme sous la couleur rouge et en ont un sous la couleur bleue. Lœb trouve les mêmes résultats, notamment chez *Balanus perforatus*.

Blauw (**18**) a prouvé que les jeunes pousses d'avoine réagissent phototropiquement positif en 4 secondes dans le bleu, en 120 secondes dans les parties moins réfrangibles du spectre, et aucunement dans le jaune et le rouge. Lœb et Wasteneys (**187-188**) constatent que des Polypes nouvellement régénérés d'*Eudendrium* donnent les résultats suivants : tous sont sensibles dans le bleu, en 5 minutes, aucun dans le jaune et le rouge.

E. Rôle de l'intensité lumineuse dans les phénomènes phototropiques. — La loi de Bunsen-Roscoe (1) pose que l'effet phototropique est égal au produit de l'intensité lumineuse par le temps d'éclairement. Lœb et Wasteneys (**189**) rappellent que les Botanistes ont démontré que cette loi régit le Phototropisme des plantes et qu'Eswald (*Science*, *38*, *236*. 1913) a prouvé que si l'on compare les effets d'une lumière intermittente et ceux d'une lumière continue chez les animaux nageant en liberté, ces effets sont égaux quand le produit de la durée par l'intensité lumineuse est égal.

Lœb, reconnaissant que la vérification est bien aléatoire en ce qui concerne les animaux libres, croit plus sûr de chercher des preuves chez les animaux fixés. Par une première méthode assez rudimentaire, il trouve que le temps requis pour amener les Polypes d'*Eudendrium* à s'orienter vers la lumière varie en raison inverse du carré de leur distance à la source lumineuse (**184**). Il organise ensuite une série d'expériences en posant ses animaux à 25, 35, 50 cm d'une lampe à

---

(1) Annaler der Physik und Chemie, *T. CXXVII*, *p. 493*. 1885,

incandescence de 33 bougies. Si la loi de Bunsen-Roscoe s'applique, il doit obtenir un pourcentage sensiblement égal de polypes se tournant vers la lumière, en exposant les premiers pendant 10 secondes, les deuxièmes pendant 22 sec., les troisièmes pendant 40 sec. Ce résultat est atteint. Une nouvelle expérience est reprise par lui en collaboration avec NORTHROP (**186**). Il se sert d'un bac rectangulaire aux parois noircies. A une extrémité, il place d'abord deux lumières faibles, bien séparées. A l'autre des *Nauplius de Balanes*. Ceux-ci nagent en ligne droite vers le milieu de la ligne joignant théoriquement les deux lumières (ce qui, en particulier, montre l'action mécanique de leur mouvement), selon la bissectrice de l'angle qu'ils forment avec les deux sources lumineuses. Ensuite, à une de ces deux lumières, il substitue une autre, plus forte devant laquelle peut tourner un écran opaque à trous, déterminant des éclairs lumineux. Les *Nauplius* se dirigent au même point que précédemment, si l'expérience est faite de telle manière que si l'un des facteurs (*intensité* ou *temps*) varie, l'autre varie en sens inverse, de sorte que le produit demeure inchangé.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS OBTENUS PAR LŒB (**173**). — I. Les mouvements d'un animal en rapport avec la lumière sont en tous points les mêmes que les mouvements des plantes vis-à-vis de la même source de stimulation :

1° La direction du plan médian de l'animal coïncide avec la direction des rayons lumineux ;

2° Comme chez les plantes, les rayons les plus réfrangibles sont plus effectifs, les moins refrangibles le sont moins ;

3° Une lumière d'intensité constante agit comme stimulus constant chez les animaux comme chez les plantes ;

4° L'intensité de la lumière est d'importance pour le Phototropisme animal pour autant seulement qu'une lumière d'une certaine intensité peut causer des mouvements phototropiques et pour autant qu'avec un accroissement d'intensité, l'orientation de l'animal vers la source de lumière devient plus exact. Les rayons de soleil directs excitent les animaux ailés à voler, la lumière diffuse les incite seulement à ramper.

Les animaux phototropiques positifs vont vers la source de lumière, même si, ce faisant, ils passent d'une intensité plus grande à une moindre, et réciproquement, en cas de phototropisme negatif ;

5° Les mouvements phototropiques ne se produisent que dans les limites d'une certaine température. Il y a, comme chez les plantes, un optimum de température phototropique entre ces limites.

II. — L'orientation d'un animal vers une source de lumière dépend de la forme de son corps, comme chez la plante :

1° Deux points symétriques du corps d'un animal dorsi-ventral ont une égale photosensivité ;

2° Le pôle oral est, en général, plus excitable que le pôle aboral ;

3° La face ventrale et la face dorsale n'ont pas la même irritabilité. De ces trois conditions, il résulte que les animaux sont poussés à placer leur plan médian dans la direction du rayon lumineux et à s'approcher ou à s'éloigner de la source lumineuse ;

4° Les animaux aveugles se comportent comme les animaux voyants.

III. — L'irritabilité phototropique d'un animal se manifeste fréquemment seulement à certains moments de son existence :

1° Chez les fourmis ailées, à l'époque nuptiale ;

2° Chez les pucerons, quand ils sont ailés ;

3° Chez *Musca vomitoria,* le Phototropisme négatif est plus manifeste quand l'animal est adulte ;

4° Chez beaucoup d'animaux, le sens phototropique diffère des larves aux adultes ;

5° Les *Lépidoptères* sont phototropiques jour et nuit : leur Phototropisme ne se manifestent pas pendant le jour, parce qu'ils dorment.

IV. — Chez beaucoup d'animaux, l'irritabilité phototropique est en rapport avec la sexualité. Les Lépidoptères et les fourmis mâles sont plus sensibles phototropiquement que les femelles.

V. — Le comportement d'un animal dépend de la somme totale de ses différentes formes d'irritabilité.

En conclusion, les phénomènes phototropiques ne peuvent pas dépendre des caractères spécifiques du système nerveux central.

Nous ajoutons : Il existe une réaction en relation avec la lumière que Lœb nomme la *sensibilité différentielle,* en fonction du changement d'intensité lumineuse. La sensibilité différentielle, qui n'est point du Phototropisme puisque celui-ci est en fonction de la constance d'intensité, n'est pas orientante.

## § II. — GÉOTROPISME (174)

Lœb explique comme il suit le Géotropisme des racines :

Dans les cellules ou dans certaines cellules des organes géotropiques, il peut exister des substances non miscibles telles qu'un

changement de position de l'organe puisse produire un changement de leur position relative en connexion avec une accélération de réaction d'un côté et un ralentissement de l'autre. Il est amené à cette supposition par l'observation des muscles d'une grenouille qui, excités et maintenus par un poids, produisent plus d'acide lactique que libres. Or le muscle retenu par un poids accroit sa surface, d'où la réaction rapidité est accrue.

Supposons que dans une cellule végétale il y ait des éléments plus lourds. Quand cette cellule est verticale, ces éléments descendent à la base. En position horizontale, ces éléments descendent vers le côté moelle pour les cellules du haut, vers la surface pour celles du bas. D'où les cellules du haut sont en contact plus intime avec la moelle, d'où diffusion plus rapide. La courbure résulterait d'une accélération d'échanges nutritifs chez les cellules du haut, donc de végétation.

Cette théorie dite « des Statolithes » a été développée tout au long par Nemec (Ueber die Art des Wahrnemung der Schwerkraftreizes bei den Planzen. *Ber. deut. Bot. Ges. XVIII. 241-245.* 1901) et Haberlandt (Zur Statolithentheorie des Geotropismus. *Jahrb. wiss. Bot. XXXVIII. 447-500.* 1902). Selon ces auteurs, les corps figurés ou statolithes seraient des grains d'amidon.

Lœb constate ensuite que des animaux sont égalemeut géotropiques. *Antennularia antennina,* un Hydroïde fixé, est géotropique négative dans la tige, et géotropique positive dans la racine. Une Holoturie, *Cucumaria cucumis*, garde la position verticale sur un plat qui tourne, donc est géotropique négative. Des animaux marins nagent en surface et d'autres gardent le fond, ce qu'on peut peut-être interpréter comme du Géotropisme.

Item l'effort fait par des animaux tels que les *Crustacés* pour garder leurs yeux dans la position normale quand leur corps se trouve dans une position anormale. Mais ici, il y a confusion possible avec des impressions rétiniennes influencées par la mémoire. Dans les cas seulement où ces réactions persistent après l'ablation des yeux, on peut croire au Géotropisme.

*Dans quels organes se produisent chez les animaux les réactions géotropiques ?* — Cette question est liée, selon Lœb, à la question très complexe des canaux semi-circulaires. Flourens a établi qu'en coupant un des canaux semi-circulaires, les yeux et la tête de l'animal se meuvent dans le plan de ce canal. Goltz a montré que la destruction de l'oreille interne détruit l'équilibre de l'animal par rapport au centre de la terre, d'où il conclut que les canaux semi-circulaires sont

l'organe d'équilibre de la tête, donc du corps. Une seule des trois ampoules toutefois produit le mouvement des yeux et de la tête, celle du canal semi-circulaire horizontal ; l'excitation des autres est sans effet. Donc le principe « dans le plan du canal » est vrai seulement pour le canal horizontal. Ne serait-ce pas aux statolithes que serait imputable le mouvement géotropique, donc l'équilibre ? C'est l'avis de quelques auteurs, spécialement de Y. Delage (*Arch. Zool. Exper.*, 1887). Kreidl (*Sitzungsber. der Wiener Akad. Wiss. 102, III, p. 149.* 1893) a expérimenté avec un Crustacé, *Paloemon*. Cet animal a ses organes auditifs dans la partie basale des antennules. Il perd ses statolithes à la mue et les remplace ensuite par des grains de sable. Kreidl les gardait dans de l'eau sans sable mais où il y avait de la limaille de fer. *Paloemon* prenait de la limaille de fer comme statolithes. Si ensuite on aimantait le côté droit de cet animal, il avait un mouvement réflexe à gauche. Quand les petites antennules sont coupées, le maintien de l'équilibre, la réaction géotropique, ne disparaît pas. Si les antennes et les yeux sont enlevés, plus d'équilibre, ce qui prouve que les yeux jouent aussi leur rôle dans le Géotropisme.

Lœb estime que le centre du Géotropisme chez les animaux pourrait bien être trouvé dans certaines cellules de l'oreille interne ou du cerveau.

## § III. — CHIMIOTROPISME

Nous pouvons admettre, théoriquement, que si une substance est diffuse dans l'air ou dans l'eau, ses particules se meuvent en ligne droite loin du centre de diffusion. Si, dans un organisme, une telle substance n'affecte qu'un côté de l'organisme, les muscles de ce côté sont affectés différemment que les muscles antagonistes, d'où mouvement visant à mettre les muscles antagonistes en équilibre, par rapport à l'action de ces particules. Mais les lignes de diffusion étant souvent troublées par des courants et des variations de température, il y a peu d'espoir de trouver des réponses chimiotropiques en ligne droite.

Lœb rappelle que Engelmann (*Pflüger's Archiv. Vol. 25, p. 285. Vol. 26, p. 537. Vol. 29, p. 387.* 1881-82) a trouvé que des *Bactéries* et des *Infusoires* se placent autour d'une source d'oxygène. Engelmann est, dit-il « l'inventeur du Chimiotropisme ». De son côté, Pfeffer (*Unters. aus. dem bot. Institut in Tubingen, Vol. 1, B, 63,* 1881-85) a montré que des zoospores de *Fougères* et de *Mousses* se meuvent vers un point où diffusent certaines substances dans l'eau et que spécialement l'acide et les sels maliques agissent sur les Fougères, et le sucre

de canne sur les Mousses. Or, l'acide malique est commun dans les plantes et sa présence dans l'archégone des Fougères contribue peut-être à attirer l'anthérozoïde dans l'œuf. Lœb se demande si ce ne serait pas une action chimiotropique qui attirerait aussi les spermatozoïdes dans l'œuf des animaux. Il répond que ni lui ni d'autres expérimentateurs n'ont pu constater ce fait. Il cite aussi, entre autres expériences de chimiotropisme, celles de Garret *(Am. Journ. Physiol. III, p. 271.* 1900) qui emploie une coupelle carrée avec tube capillaire inséré sur un côté où se trouvent les substances à essayer chimiotropiquement, par exemple de l'acide chlorhydrique. Dans la coupelle sont mis des Infusoires, *Chilomonas*. Au fur et à mesure que cette substance diffuse, une aire dépourvue d'Infusoires se forme. D'après Lœb, ici il n'y a pas vrai tropisme, mais réaction provenant d'un changement d'intensité du milieu, car quand des organismes vont d'un milieu neutre dans un milieu acide, ils sont repoussés.

Il conclut que le Chimiotropisme a un rôle immense dans la vie des Insectes. Ainsi des femelles de Papillons mis dans une boîte attirent chimiotropiquement des mâles. De même les femelles d'Insectes déposent leurs œufs sur la viande et non sur la graisse par Chimiotropisme, ce qui est d'ailleurs très avantageux car les œufs ne se développeraient pas sur la graisse et se développent sur la viande.

## § IV. — STÉRÉOTROPISME

Certains animaux sont poussés à poser leur corps en contact intime avec les solides. D'autres, au contraire, évitent tant qu'ils peuvent, un contact. La première découverte en ce sens fut faite par Dewitz *(Pflugers Arch. XXXVII, p. 219 et XXXVIII, p. 358* 1885-86) qui trouva que des spermatozoïdes de gardons *(Periplaneta orientalis)* sont attirés par les surfaces, car, placés dans une solution d'eau salée entre deux lamelles de verre, ils ne vont que sur les lamelles. Et ceci est très utile pour la fécondation car les spermatozoïdes n'abandonnent plus la surface des œufs quand une fois ils l'ont atteinte.

Mais, dit Lœb, « le Stéréotropisme n'est pas un Tropisme réel en ce sens que les lignes de force n'y existent pas ». Cela, d'ailleurs, ne l'empêche pas, d'exister en fait. Quand, par exemple, des tiges de *Tubularia* sont placées dans un aquarium contre les parois, le polype se courbe à angle droit et croît dans cette direction, le stolon demeurant adhérent à la paroi. *Amphipyra*, un papillon, placé dans une boîte

de verre à double fond de verre légèrement surélevé, se pose sous la plaque constituant le premier fond. Tous les papillons de même espèce se comportent de même, aussi bien dans l'ombre qu'à la lumière. Ce qui, d'après Lœb, manifeste leur Stéréotropisme positif. Dans une boîte ou dans du papier plié, toutes les *Fourmis* mûres au point de vue sexuel, recherchent les contacts des parois ou des plis du papier : Stéréotropisme en relation avec la formation du nid. Dans un récipient vertical à fond horizontal, tous les *Vers de terre* se glissent dans la rainure dont ils épousent exactement la ligne : Stéréotropisme. (Goniotropisme). C'est le Stéréotropisme encore et non la timidité qui régit le comportement des animaux qui se cachent dans des crevasses.

Lœb cite les travaux de Maxwell *(Pflügers Arch. LXVII,* 1897) : Un annelide marin, *Nereis,* se terre d'ordinaire dans le sable. Si on la place dans un vase de porcelaine percé de trous d'un diamètre convenable, en 24 heures, toutes les *Nereis* se sont insérées dans ces trous et y demeurent même si l'exposition est en plein soleil ce qui pourtant leur est contraire. Les *Nauplius de Balanes* sont au contraire stéréotropiques négatifs.

Lœb estime que le Stéréotropisme est, avec le Chimiotropisme, celui des Tropismes qui joue le rôle le plus important dans les phénomènes de sexualité. « Le maintien de la femelle pendant la copulation est évidemment en maintes formes une forme pure de Stéréotropisme ». Il donne comme exemple les Grenouilles : « Le contact de la surface ventrale avec un corps solide cause au temps du frai, un réflexe maintenant les bras de la grenouille mâle autour de ce corps solide ». Mais ce geste ne dure qu'autant que le contact s'opère sur une femelle, par suite sans doute d'autres excitations de nature inconnue. Il est remarquable que ce comportement existe même chez des animaux décapités.

## § V. — GALVANOTROPISME

Animal expérimenté : une Méduse, *Polyorchis penicillata.*

Cet animal étant coupé en morceaux, et l'un d'eux étant placé dans un bassin d'eau de mer, on fait passer un courant électrique. Un morceau de méduse obtenu par section dans le plan méridien subit ce courant de telle façon que le manubrium et les tentacules s'orientent vers la cathode. Un renversement de courant produit un renversement d'orientation. — Si un lambeau est placé en ligne droite

parallèle à la ligne du courant, les tentacules placés à l'anode tournent de 180° tandis que ceux du côté cathode se serrent l'un contre l'autre en forme de pinceau mouillé. — Des tentacules isolés placés transversalement au courant tendent à se mettre en V, la partie concave étant vers la cathode ; parallèles au courant, ils ne s'incurvent pas.

Lœb cite des observations analogues de Verworn sur des *Paramécies*. En liberté dans une eau traversée par un courant électrique, celles-ci nagent vers la cathode. En position normale, les cils sont dirigés vers l'arrière de l'animal. Si un courant passe, il y a renversement des cils du côté cathode, les cils du côté anode demeurant en position normale.

## § 2. — G. BOHN

### LES IDÉES DE CET AUTEUR

Vers 1905-1906, Bohn paraît avoir eu sur les Tropismes des idées différentes de celles qu'il professera dans la suite. Il étudie alors la question assez superficiellement, lui-même le reconnait (**33**), et il est d'avis que, depuis dix ans, on a abusé du mot Tropisme. Ses propres observations et celles de Jennings « ont montré, dit-il, que les prétendus Tropismes sont des phénomènes extrêmement complexes » où le système nerveux joue un rôle très important, contrairement à l'opinion de Lœb qui soutient que beaucoup d'actes, même compliqués, d'animaux même élevés en organisation, sont tributaires seulement des propriétés générales du protoplasme. D'après cet auteur, le système nerveux central n'aurait, en effet, qu'un rôle conducteur, les réflexes étant purement protoplasmiques. A plusieurs reprises, Bohn revient sur ces « prétendus tropismes » dont la définition classique est criticable dans bien des cas (**33** p. 150) et dont les explications simplistes ne s'accordent pas avec les faits complexes de la Biologie animale. Car, dit-il, « il est antiscientifique de faire abstraction de la disposition des muscles, de l'intervention du système ganglionaire et

des organes des sens » (**31** p. 83) et il ajoute au même endroit : « Toute explication trop exclusive ou trop générale n'est pas scientifique ».

L'auteur discute un moment la théorie de JENNINGS (**33**) qui explique la régulation des mouvements chez les animaux par sélection après tâtonnements (Théorie de l'Essai et Erreur). Il fait remarquer que la sélection ne suffit pas à expliquer les mouvements des animaux et qu'il faut appliquer constamment les lois de l'excitabilité de la matière vivante. Cette excitabilité est en partie dépendante de la teneur en eau des organismes, du mode d'application des excitants, le rythme des excitants ayant une importance considérable. Il conclut que les Tropismes dépendent non seulement des connexions entre les organes mais encore de l'état de la matière vivante qui a « tout un passé » en vertu de quoi ses réactions se font suivant des règles déterminées et, en général, d'une façon favorable à l'entretien de la vie. Puis il se livre à des observations méticuleuses sur divers groupes d'animaux et assez rapidement en vient à prôner les idées de LŒB : « Les idées de l'illustre Biologiste J. LŒB ont résisté à l'épreuve des faits », dit-il en 1908 (**39** p. 5). Toutefois cet enthousiasme de néophyte ne l'empêche pas de reconnaître que les théories du maître sont incomplètes quoique « les résultats obtenus par lui soient fort encourageants » (**47** p. 16), et il se donne pour mission de les compléter. Ses intentions, à ce sujet, sont de se borner à l'observation des faits, d'éviter l'idéalisation aussi bien que l'anthropomorphisme, la psychologie, la philosophie. Il veut, en plus, éviter la généralisation à tous les animaux de conclusions ne s'appliquant qu'à quelques uns (**31** p. 14). En somme il ne fera que du positivisme scientifique.

A côté des Tropismes orthodoxes, LŒB a reconnu une « sensibilité différentielle », BOHN en établit la loi : « Chez les animaux à Phototropisme négatif toute variation positive de l'éclairement tend à produire le changement de sens de la marche. Chez les animaux à Phototropisme positif une variation négative a le même effet. Cette tendance peut se réaliser complètement par une volte-face (rotation de 180°), ou incomplètement par des osciliations autour de l'axe de marche. Cette notion de sensibilité différentielle s'applique d'ailleurs à chacun des stimuli qui déterminent les Tropismes. La marche d'un animal sous l'excitation des stimuli extérieurs est donc déterminée, d'une façon impérative indépendante de sa volonté, par une combinaison de Tropismes et de Sensibilité différentielle. Par autre chose aussi : par son *état physiologique*, c'est-à-dire par son état chimique interne qui modifie sa réceptivité tropistique et différentielle. Cet état physiologique est un facteur remarquablement variable puisqu'il dépend

des activités nutritive, reproductrice et locomotrice du sujet, de son genre de vie et de ses diathèses individuelles, du milieu et des influences physico-chimiques extérieures produisant des changements permanents ou momentanés de ce milieu, et de ses habitats à conditions constantes ou variables (**47**).

Voici comment s'échafaudent à peu près les idées de Bohn, concernant les mouvements des animaux.

La vie de l'animal est dominée par la *loi d'inertie* (**34**).

Exemple : Une *Actinia equina* reste huit jours fermée, puis, excitée, huit jours épanouie.

Une *Asterias rubens*, deux jours dans la même position.

Dans un champ lumineux invariable, les positions d'un *Branchellion* dessinent des angles d'ouverture croissante ; des *Copépodes*, des *Stéllérides*, tracent des courbes dont le ravon va sans cesse croissant, ce qui indique une détension musculaire progressive. Or, si l'on imprime une secousse à ces animaux, les angles ou les circonférences, suivant le cas, reprennent leur valeur primitive pour s'agrandir ensuite à nouveau progressivement. Le fait de cette reprise de la position initiale après secousse, montre qu'il ne peut être question ici d'une altération du milieu, ni de la fatigue de l'animal, ni de l'accoutumance à l'excitation lumineuse. On doit donc attribuer ce comportement à une diminution progressive de l'activité de l'animal après cessation de chaque excitation mécanique qui vainc momentanément son inertie.

Or, en physico-chimie, il existe un principe qu'on peut formuler en ces termes : Lorsqu'une action produit sur un corps une modification d'état, celle-ci est, très généralement, accompagnée d'un phénomène secondaire, dit phénomène réciproque, qui réagit sur l'action initiale. Exemple : Quand on chauffe un fil métallique, il s'allonge ; quand on le refroidit, il se contracte. Or, quand on l'étire de façon à l'allonger, il se refroidit. De même « toute cause qui tend à produire une modification dans un organisme entraîne une réaction de l'organisme tendant à s'opposer à cette modification (**46**) ». D'où Bohn écrit : « La nature a horreur de la variation ».

Mais cet animal, voué à l'inertie, subit l'action de stimuli extérieurs qui tendent à faire varier sa position, à lui imprimer un mouvement. Ces agents stimulants sont les Tropismes.

« Le Tropisme est le résultat forcé de la disymétrie entre les *mêmes* activités considérées à droite et à gauche du plan de symétrie de l'être vivant ou de l'organe examiné ; il s'agit d'une disymétrie purement quantitative et non qualitative (**40**) ». Le Tropisme n'est donc pas une activité. Il est le résultat entre certaines activités s'exerçant d'un côté du corps ou de l'organe et la même activité

s'exerçant du côté opposé. Cette inégalité résulte elle-même de ce que l'activité de la matière vivante dépend de la quantité d'énergie qu'elle reçoit du milieu extérieur (**40**). Plus simplement, c'est une asymétrie fonctionnelle déterminée par une asymétrie d'excitation.

Il y a deux critères qui permettent de reconnaître un Tropisme :

1° Il y a tropisme quand l'animal soumis à plusieurs sources d'excitation ne va ni à l'une ni à l'autre, mais se rapproche progressivement de la position pour laquelle les deux côtés du corps ressentent une égale excitation de la part des diverses sources excitatrices, quand il suit la diagonale du parallèlogramme des forces ;

2° Il y a tropisme quand, après destruction de la symétrie des organes de réception, l'animal décrit un mouvement de manège.

Le Tropisme peut être fort ou faible. Plus exactement, il peut paraître fort ou faible. Quand un seul Tropisme agit sur un organisme, nous le discernons très nettement ; quand, au contraire, plusieurs attractions s'exercent en même temps, dans des sens différents, contraires ou même contradicroires, elles se contrebattent plus ou moins et diminuent pour l'observateur, l'effet tropistique.

Il arrive même que la réponse aux stimuli varie de signe. Ceci ne prouve rien contre l'existence de la force « Tropisme », mais seulement que l'objet *rend mal* à raison de la variabilité de son état physiologique dépendant de son chimisne présent ou des habitudes incrustées en lui sous forme de mémoire associative. Ces variations proviennent aussi de l'entrée en jeu de la sensibilité différentielle qui, agissant, pourrait-on dire, comme le fondé de pouvoirs de la loi d'inertie, tend à produire le phénomène réciproque.

Bohn s'insurge contre ceux qui prétendent que Lœb a nié que l'action tropique puisse être sous la dépendance du système nerveux. Lœb a dit seulement que l'intervention du système nerveux n'était pas nécessaire.

Il est évident que, partant de ces données, l'auteur ne peut pas admettre un apprentissage des Tropismes par l'animal. Si Jennings a vu, dans le comportement des animaux inférieurs, des tâtonnements, des gestes d'essais suivis d'erreurs, ce ne sont que des perturbations des trajectoires animales, causées par les manifestations de la sensibilité différentielle et celles de la mémoire associative.

Si les Tropismes sont adaptés, c'est un heureux accident pour les animaux. Mais ce caractère finaliste n'entre pour rien dans la définition des éléments nécessaires à un Tropisme. Par suite de la sélection, il faut reconnaître que il y a, en général, adaptation par les Tropismes, quoique dans certains cas particuliers, un Tropisme puisse conduire un animal à la mort.

Il semble que la phrase suivante résume l'opinion philosophico-scientifique de G. Bohn sur cette question : « Je me suis toujours montré franchement déterministe. Il est bien évident que tout, dans l'activité de l'animal, se ramène à un enchaînement strictement déterminé de processus physico-chimiques... Je n'ai jamais songé à opposer les animaux supérieurs à ce point de vue aux animaux inférieurs (**40**, p. 10).

Tout récemment (1921), Bohn a modifié encore sa manière de voir au sujet des mouvements des animaux. (**48**). Il a découvert la *polarité,* ce qui lui a fourni l'occasion d'enrichir la Physiologie animale et végétale de quelques lois nouvelles qui s'ajoutent à un certain nombre d'autres dont cette partie des Sciences naturelles lui était redevable. La Théorie des Tropismes de J. Lœb ne va pas sans en souffrir quelque peu dans le respect qu'il lui témoignait. Bohn convient pourtant que cette Théorie lœbienne « restera une des belles conceptions de la Biologie moderne, une des plus fécondes (p. 71) ». C'est un enterrement de première classe. « La polarité, dit Bohn, propriété fondamentale des êtres vivants, résulterait d'un phénomène intermoléculaire. Deux molécules voisines auraient tendance, non seulement à prendre le même mode de mouvements, mais encore à se placer parallèlement l'une à l'autre ; un peu à la façon des particules aimantées (p. 64). L'orientation mutuelle des molécules peut n'avoir lieu qu'en certaines régions de la masse liquide et n'être que passagère. Il y a des plages polarisées changeantes (p. 65). Les molécules d'un organisme vivant auraient aussi tendance à s'orienter non-seulement les unes par rapport aux autres, mais encore suivant la direction de certaines forces du milieu extérieur, telles que la lumière et la gravitation (p. 65).

« La notion de mouvements polarisés diffère nettement de celle des Tropismes. On connaît la conception de J. Lœb : les tropismes sont des mouvements dirigés par les forces du milieu extérieur et déterminés par l'inégale excitation des deux moitiés symétriques du corps (p. 68). Lœb, pour expliquer les tropismes, fait intervenir l'inégalité d'activité des deux moitiés symétriques du corps déterminée par une inégale production de certaines substances actives à droite et à gauche du plan médian à la suite d'excitations sensorielles et nerveuses différentes. Je considère au contraire les mouvements polarisés comme la conséquence de flux d'origine moléculaire, d'impulsions dans des directions données, d'ébranlements se propageant à travers la matière vivante plus ou moins indépendamment des dispositions organiques. La notion de mouvements polarisés a une application plus générale que celle des tropismes et elle me paraît avoir une valeur

explicative plus grande. Avec les tropismes, on envisage surtout l'influence des forces externes sur la direction du déplacement. Avec les mouvements polarisés, on recherche dans l'activité physico-chimique, moléculaire, de la matière vivante, l'origine des forces internes qui déterminent les impulsions motrices des animaux et des plantes (p. 70). »

## TRAVAUX DE G. BOHN

*Littorines* (**31**). — Animaux observés : *Littorina rudis* — *L. Littorea* — *L. obtusa*.

Ces animaux vivent dans des habitats différents : *L. rudis* dans une zone atteinte par l'eau seulement dans les grandes marées — *L. littorea*, dans une zone atteinte par le niveau supérieur de l'eau en morte-eau — *L. obtusa*, dans une zone à peine découverte en morte-eau.

Bohn rejettte comme une pure abstraction de l'esprit la notion de rayon lumineux qui, même si elle était juste (et elle ne l'est pas) serait difficile à préciser pour un lieu donné à raison des réflexions, réfractions et diffusions de la lumière. Il la remplace par la notion de *champ lumineux*.

Ses observations nombreuses, très scrupuleuses, le conduisent aux résultats suivants :

1° Relativement aux attractions lumineuses.

Etant donné un champ lumineux, les *Littorines* s'orientent parallèlement à une direction unique selon des trajectoires rectilignes qui sont des lignes de force lumineuse. Chacune de ces trajectoires est la résultante de toutes les forces (attractives et répulsives) exercée par les surfaces éclairantes sur l'animal. Ces forces, Bohn les met en évidence en plaçant un écran noir, puis un écran blanc parallèlement à la direction de marche des *Littorines*. En cas d'écran noir, ces animaux s'inclinent plus ou moins vers lui. En cas d'écran blanc, les *Littorines* s'écartent plus ou moins de lui. Dans les deux cas, attractions et répulsions dépendent de l'étendue, de l'éclairement et de la distance de l'écran. Il est facile de conclure de là aux attractions et répulsions exercées par des cailloux ou des rochers que rencontre une *Littorine* sur une plage.

Sur un fond horizontal, à la limite de l'ombre et de la lumière, les trajectoires s'inclinent à 45°, les surfaces horizontales exerçant les mêmes attractions et répulsions que les verticales quoiqu'à un degré moindre.

De plus, Bohn constate qu'après une dessication prolongée, lorsqu'elle se meut sous l'action de la lumière, une *Littorine* suit toujours la ligne de plus grande pente, et que, d'autre part, le signe du Phototropisme change quand on retourne l'animal ;

2° Relativement aux oscillations lumineuses.

Une *Littorine* s'oriente toujours dans le même sens dans une position d'équilibre qui n'est pas rigoureusement la même pour les divers individus de même habitat et surtout pour les individus d'habitats différents. Chez un même individu, cette position subit des variations oscillatoires accidentelles ou périodiques, les premières étant provoquées par les changements de conditions du milieu, les secondes, synchrones des mouvements tidaux.

Par exemple, quand on retire une *Littorine* de l'obscurité où elle a été maintnue un certain temps, elle effectue des oscillations d'amplitude et de durée variables qui vont s'amortissant. Une simple diminution brusque de l'éclairement suffit à produire ces oscillations : ainsi, la marche d'un de ces animaux sur un fond d'éclairement variable subit une déviation positive ou négative dans le moment que le sens des variations d'éclairement change. Le passage de l'air à l'eau agit comme le passage de la lumière à l'ombre. La *Littorine* toutefois continue, malgré ces oscillations, à se déplacer dans le sens négatif.

Chez *L. obtusata*, recueillie pendant les grandes marées, vers l'heure de la haute mer, le sens devient négatif, et, vers l'heure de la basse mer, il devient positif. Quand le même animal est recueilli en morte-eau, le sens reste négatif malgré les oscillations assez amples.

*L. littorea* a ses oscillations d'une amplitude d'autant plus considérables que les variations d'hydratation sont plus considérables.

Les *Littorines supralittorales (L. rudis)* ont deux sortes d'oscillations : à grande amplitude, correspondantes aux mouvements de quinzaine de la marée ; à faible amplitude, correspondantes aux mouvements quotidiens de la marée. D'où l'on peut dire que les mouvements d'oscillations d'une *Littorine* sont synchrones des mouvements de la marée et que leur amplitude est proportionnelle à l'intensité des variations de l'hydratation en même temps qu'elle dépend des zones, habitats et époques.

Placée en milieu constant, la *Littorine* continue à présenter les mêmes oscillations périodiques qui peu à peu diminuent d'amplitude : le rythme peut durer plusieurs mois chez *L. rudis*, supralittorale.

Les *Littorines* des hauts niveaux, très desséchées, se meuvent généralement dans le sens négatif, celles des bas niveaux, dans le sens positif. Il y a changement de signe pour les premières, quand la mer

est haute, et pour les secondes quand elle est basse. Les *Littorines* des niveaux moyens ont des oscillations d'autant plus prononcées que leur dessication est plus intense. Dans tous les cas, à l'heure de la basse mer (l'heure de la dessication), la déviation devient négative.

On arrive à modifier expérimentalement la direction de la position d'équilibre en conservant un certain temps les *Littorines* constamment en milieu sec ou en milieu humide.

*Hediste diversicolor* (**31**). — C'est un *Annélide* qui vit dans les eaux saumâtres où il peut supporter des variations considérables de salure. Il a deux yeux. Il se meut par mouvements ondulatoires sinusoïdaux, soit en ondes latérales, soit en ondes sagittales.

La suppression de l'éclairement des deux yeux provoque la suppression des ondes latérales et l'exagération des ondes sagittales. Si l'éclairement des deux yeux est seulement diminué, il y a un affaiblissement correspondant des ondes latérales et une exagération des ondes sagittales, ou bien inhibition seule des ondulations latérales de la partie antérieure du corps, la partie postérieure exagérant les ondes latérales. En cas de suppression de l'éclairement d'un seul côté, inhibition du système musculaire de ce côté, d'où mouvement de manège. Et, s'il n'y a que diminution de l'éclairement d'un seul côté, déviation du corps de ce côté.

*Hediste* présente du Phototropisme négatif. Mais ce Phototropisme est en relation avec l'hydratation des tissus.

Il donne des réactions analogues à des *Littorimes*.

*Animaux à symétrie rayonnée* (**36**). — Animaux étudiés : *Actinia equina* — *Anthea Cereus* — *Tealia crassicornis* — *Actinobola dianthus*.

Ils présentent des phénomènes périodiques : rythmes tidal et nycthéméral. Le rythme tidal est d'autant plus net que la dessication est plus prononcée. *Actina equina*, qui vit sur des rochers émergés à chaque marée, le présente remarquablement. Il s'affaiblit en aquarium. Le rythme nycthéméral existe chez la plupart des *Actinies :* si elles proviennent d'habitats insolés, ouverture le jour, fermeture la nuit, si elles proviennent d'habitats sombres, ouverture la nuit, fermeture le jour. Les *Actinies* constamment immergées le manifestent à l'exclusion de tout autre.

Ces animaux subissent l'influence de la lumière. Une variation brusque d'éclairement produit chez eux, comme chez les *Littorines*, des oscillations de l'état physiologique (alternances de rétractions et d'épanouissement).

L'insolation les affecte différemment : les *Actinies* d'habitat obscur se ferment, celles d'habitat insolé s'étalent. Mais en cas d'insolation

trop forte, ou trop prolongée, ou trop répétée, l'action est nettement défavorable : les *Actinoloba*, par exemple, changent l'orientation de leur colonne. Le séjour dans une obscurité complète les étiole par suite d'une rétraction incoercible. Après séjour prolongé dans l'obscurité, ces animaux sont très sensibles à la lumière. Chez *Anthea*, dont la colonne s'allonge par diminution d'éclairement, une faible variation lumineuse fait varier la colonne. *Actinoloba* se rétracte en passant de la nuit au jour.

Les *Actinies* s'accoutument à la lumière : au lieu de se fermer, elles finissent par s'ouvrir sous l'influence de la lumière. Les *Actinies* semblent profiter en général de la lumière quand celle-ci est convenablement dosée. Leurs états physiologiques qui sont si variables dépendent des éclairements passés. La lumière a des effets tropiques : les *Actinies* se déplacent pour gagner une paroi illuminée.

*Anthea* tend à orienter sa colonne et ses tentacules suivant la direction d'où vient la lumière : l'orientation est plus ou moins prononcée suivant les facteurs ayant agi ou agissant encore actuellement, tels que l'intensité lumineuse ou la pureté de l'eau. *Actinoloba* a des oscillations vers où contre la lumière qui sont peut-être le résultat d'un conflit entre les éclairements passés et l'éclairement présent.

Les *Actinies* sont très sensibles à l'agitation de l'eau. Quelquefois une simple secousse suffit pour les faire passer de l'état d'inertie à l'état d'épanouissement ou réciproquement (si, par exemple, elles sont à une période de rythme). Si l'agitation est prolongée, *Actinia* et *Anthea* se ferment, les tentacules se rétractent, le pied devient turgescent pour mieux se fixer. Un dépérissement définitif suit.

L'état de pureté de l'eau, en ce qu'il peut influencer leur comportement, est une question complexe où les rythmes entrent en jeu. Les *Actinies* s'épanouissent d'un certain optimum de pureté : l'eau trop pure ou trop impure tend à les fermer. Dans les milieux asphyxiques, il y a de meilleures réactions lumineuses. Quand l'eau vient d'être renouvelée, *Anthea* et *Actinoloba* présentent les mêmes réactions que lorsque l'eau est agitée. Chez *Actinia*, ce phénomène se complique de rythmes. Ici encore, les états passés jouent leur rôle.

L'épaisseur de la couche d'eau qui surmonte l'animal a aussi sa valeur : sous une faible épaisseur, il tend à s'épanouir, ce qui d'ailleurs l'avantage pour se nourrir des organismes en surface ; sous une forte épaisseur, il tend à se fermer.

La rétraction est un mode de défense employé pour éviter la dessiccation, dans l'eau très ou longuement agitée et pour éviter les influences passées persévérant sous la forme de rythmes, quand ces influences sont défavorables.

Les causes actuelles et passées s'associent dans la nature de façon diverse suivant les habitats. Parfois ces influences passées et présentes entrent en conflt : *Actinobola* ne s'oriente pas directement vis-à-vis de l'excitant, mais y arrive par rotations et oscillations.

Enfin les phénomènes d'association interviennent dans le comportement des Actinies.

*Etoiles de mer* et *Ophiures* (39). — Espèces étudiées : *Asterias rubens* — *Asterina gibbosa* — *Astropecten irregularis* — *Ophiothrix fragilis* — *Ophiolepis ciliata* — *Ophiolepis albida* — *Amphiura squamata* — *Ophioconida brachiata*.

Bohn rappelle en commençant ce mémoire la loi de la sensibilité différentielle qu'il a établie : chez les animaux à Phototropisme négatif, toute variation positive de l'éclairement *tend* à produire le changement de la marche, et réciproquement. Cette tendance produite par la variation d'éclairement peut se réaliser complètement (rotation de 180°) ou incomplètement (oscillations).

Notons aussi de lui cette remarque intéressante : « Dans mes nombreuses recherches sur le Phototropisme, il ne m'est pas encore arrivé de rencontrer un animal qui présenterait un Phototropisme de signe constant » (p. 15).

Voici ses résultats relativement à *Asterias rubens* :

Plusieurs forces agissent sur l'*Etoile de mer* : spécialement le Phototropisme (fonction de $i$) et la Sensibilité différentielle (fonction de $\frac{di}{dt}$), le Géotropisme et la sensibilité différentielle correspondante. A ces forces, l'animal oppose une inertie plus ou moins grande. Après une vive excitation d'origine quelconque, le Phototropisme devient en général très net, dure assez longtemps, puis s'affaiblit. Dans les mêmes conditions, le Géotropisme a une durée limitée. Très souvent, il y a du tropisme oscillant : la plupart des *Asterias rubens* ont un Phototropisme négatif ou oscillant. Seules les jeunes ont un Phototropisme positif. (Ceci est contraire à l'opinion commune qui attribue aux Astéries un phototropisme positif). Le Géotropisme oscillant paraît être la règle.

Le comportement des *Astéries* est le même que celui des *Littorines*, précédemment décrit, vis-à-vis des surfaces sombres : les surfaces les attirent d'autant mieux qu'elles se rapprochent plus de la verticale, les horizontales n'ayant d'action qu'à une faible distance, ce qui fait que dans la pratique, on peut négliger l'attraction sur elles des ombres portées. Il est, de plus, probable que les actions de deux surfaces voisines et différentes se composent.

La Sensibilité différentielle s'exerce selon la loi posée par Bohn.

On peut mettre en parallèle les réactions vis-à-vis de la lumière et les réactions vis-à-vis de la gravitation. Ici encore, un changement brusque de pente n'entraîne pas seulement une tendance au changement de signe du Géotropisme, mais aussi du Phototropisme, et réciproquement, un changement brusque d'éclairement change le signe du Géotropisme.

L'orientation n'est pas directe, mais sinueuse, l'*Astérie* pointant successivement dans diverses directions avant que de s'orienter.

L'*Astérie* effectue deux sortes de rotations : ou bien la direction de la marche tourne par rapport à l'animal, ou bien l'animal tourne sur lui-même, et ces deux sortes de rotations peuvent intervenir comme compensatrice l'une de l'autre quand il y a déviation de la trajectoire. Mais chez les jeunes sujets, les premières sortes de rotations se font si facilement que les secondes sont inutiles. Au fur et à mesure que l'animal vieillit, les secondes rotations se substituent aux premières.

Ces secondes varient d'ailleurs suivant les circonstances, elles interviennent notamment plus quand le Phototropisme est faible que quand il est fort. On peut expérimentalement remplacer les premières par les secondes ; il suffit de supprimer 1, 2, 3 ou 4 bras de l'*Astérie*. Celle-ci s'habitue à ces nouvelles conditions. Un moyen infaillible de provoquer la rotation de l'animal sur lui-même est d'exercer des excitations répétées sur un bras.

Contre les parois solides, l'*Astérie* a un mouvement de roulement particulier. Il y a donc combinaison des diverses impulsions internes de l'animal. Il y a une coordination motrice remarquable. Les diverses impulsions déterminées par des agents extérieurs se combinent dans le système nerveux du disque, d'où il en résulte des mouvements impératifs prévisibles. Et par conséquent les sinuosités de la trajectoire sont des attractions et oscillations, et non, comme l'interpréterait Jennings, des résultats d'essais et d'erreurs. Toutefois, les mouvements dépendent de facteurs internes, des états physiologiques, et non pas d'états psychiques.

L'*Étoile de mer* sur fond ensoleillé prend une attitude phototropique, chaque bras s'orientant autant que possible par rapport à la lumière, dans le but semble-t-il, de protéger le point oculiforme qui a un rôle très important. Quand un des yeux est lésé (ou deux), tout se passe comme si l'animal se trouvait en présence d'un écran noir, d'où l'*Asterie* qui a du Phototropisme négatif marche vers le côté lésé. Mais comme elle a une tendance à fuir sa blessure, il y a combinaison

des deux mouvements qui l'emportent l'un ou l'autre suivant les circonstances. Il ne s'agit pas dans ce cas d'une question de vision.

Les *Étoiles de mer* prennent des habitudes.

Chez les *Astéries* anormales à 7 bras, les mouvements sont toujours incoordonnés : il y a conflit entre les deux individus composants.

Pour les *Ophiures*, les résultats sont identiques.

Comme conclusions générales, Bohn dit en substance : A première vue, les *Étoiles de mer* semblent se comporter comme les *Infusoires* de Jennings. En général, elles ne s'orientent pas directement par rapport à l'excitant, elles procèdent par sinuosités, oscillations et rotations. Mais ceci est dû à la multiplicité des attractions dans un champ donné. Ainsi quand l'animal est jeune, il s'oriente par le mécanisme des Tropismes et quand il est vieux par essais et erreurs, ce qui, dans la théorie de Jennings devrait être le contraire. De plus, chez les jeunes, même contraste entre deux états physiologiques différents : à certaines heures, trajectoires directes, à d'autres heures, affaiblissement du Phototropisme et parfois changement de signe. Il y a, chez les *Astéries*, de la sensibilité différentielle, phénomène capital que H. Jennings confond avec les Tropismes. « Les sinuosités de l'animal, loin d'être des efforts d'affranchissement sont la marque d'un nouvel assujettissement » (p. 80). La sensibilité différentielle est un phénomène général et aussi bien chez les *Ophiures* que chez les *Astéries*. Ces animaux peuvent acquérir des habitudes : attitudes phototropiques, rotations sur eux-mêmes sans excitation.

*Branchellion de la torpille* (38). — Le *Branchellion* est une Hirudinée parasite de la Torpille. Il a un Phototropisme positif très net. Au début de sa marche, cet animal trouve immédiatement sa direction, mais au fur et à mesure qu'il avance, l'orientation se fait de plus en plus péniblement. Bohn interprète ce phénomène comme un affaiblissement de l'attraction exercée par la lumière.

Une variation d'éclairement trouble sa marche. Son premier mouvement après cette variation est un redressement de tout le corps perpendiculairement au plan de la ventouse. La plus légère ombre suffit pour déterminer ce redressement, ce qui est en rapport avec sa tendance à se fixer au poisson qui passe.

On peut changer le signe de son Phototropisme par dessalure, par décapitation, par insolation prolongée. Dans ce cas, la variation d'éclairement produisant le redressement n'est plus une diminution mais une augmentation.

Dès que, le *Branchellion* est fixé sur le dos d'une torpille, le redressement du corps cesse de se produire sous l'influence des ombres portées.

Les sensations tactiles de la ventouse semblent influencer les réactions du ver vis-à-vis de la lumière.

*Chenilles des dunes* (**43**). — Les chenilles dont il s'agit ici sont des *Hypocrita Jacobea*.

Quand ces chenilles rencontrent un corps cylindrique, tel qu'une baguette, elles le suivent dans sa longueur, soit en montant, soit en descendant, selon la position initiale. Si la baguette oscille ou si l'animal est arrivé à l'extrémité, il y a changement du sens de la marche. La réaction est toujours la même quelle que soit l'inclinaison de la pente : ce n'est donc pas le Géotropisme qui joue, c'est la sensibilité différentielle.

Les odeurs n'ont aucune influence sur la marche des chenilles.

Les réactions vis-à-vis d'une source de lumière ou d'un ensemble de surfaces diversement éclairées peuvent être positives jusqu'à un certain éclairement, et ensuite devenir négatives. Ces chenilles sont très sensibles à la lumière, mais sur fond sombre, elles se dirigent vers la lumière, et, à la même heure, sur fond éclairé, vers l'obscurité. Il y a, pour chaque individu, un éclairement au-dessous duquel il est phototropique positif et au-dessus duquel il est phototropique négatif. Ces chenilles voient, car, placées en pleine lumière, elles suivent un objet sombre se déplaçant, à condition qu'il ne se déplace que lentement. Si cet objet est déplacé brusquement, les chenilles présentent un mouvement de sensibilité différentielle.

Les états internes des chenilles interviennent dans leur comportement. Posées sur une table éclairée, on les voit se diriger les unes, vers la lumière, les autres, vers l'ombre. Celles-ci sont, dans une forte proportion (30-40 %), parasitées par des larves d'Hyménoptères, ou bien grasses et bien nourries. Celles, au contraire, qui marchent vers la lumière sont maigres, mal en point.

Ces chenilles pénètrent difficilement dans les régions obscures, mais sont attirées par des corps sombres sur fond clair. A la limite entre la lumière et l'ombre ou à la chute du jour, elles ont des oscillations.

*Convoluta* (**25**). — Les *Convoluta* sont de petits vers ciliés (Turbellariés) qui vivent sur les plages à mer basse. Leur accumulation les teintent en vert. Quand la mer revient, ils s'enfoncent. Ces mouvements alternatifs de montée et de descente sont synchrones inversement des mouvements de la marée. Ce rythme persiste en aquarium, et à certaines périodes de ce rythme, il y a accentuation des effets tropiques.

Dans un aquarium placé en face d'une fenêtre, les *Convoluta* marchent en zigzaguant, d'abord dans toutes les directions. Mais, à de

certains moments, leurs trajectoires deviennent des lignes perpendiculaires à la surface éclairante, soit droites, soit, le plus souvent oscillantes. Il y a, en somme, du Phototropisme positif plus ou moins affaibli quand on approche de la mer haute, et qui peut même changer de signe. Des secousses provoquent aussi plus ou moins un changement de signe.

Si ces secousses sont répétées, elles produisent une tendance au mouvement de manège.

Une variation brusque d'éclairement change le signe momentanément, ce qui est une manifestation de la sensibilité différentielle.

L'acidité et l'alcalinité de l'eau interviennent immédiatement ou tardivement dans les phénomènes étudiés.

Les variations de pression sont sans influence sur la forme de la trajectoire.

*Papillons de rivage* (**37**) *: Satyrus Janira.* — Ils s'oriente toujours contre le vent (Anémotropisme négatif) et a opposé de la lumière (Phototropisme négatif), et ceci dans la position de repos aussi bien que de vol. Le vent, même très faible, a de l'action sur lui.

La lumière manifeste son action sur lui très clairement : plus les rayons solaires frappent la partie postérieure des yeux, plus les ailes ont la faculté de s'écarter quand l'insecte est au repos, et plus elles battent énergiquement dans le vol.

Ces deux influences (vent et lumière) jouent d'ordinaire simultanément sur l'animal, et donc peuvent se combiner ou se contrarier. Le vent semble déterminer la direction et le sens de corps, la lumière la direction, le sens et l'intensité du vol. Donc, et l'expérience a démontré le fait, si le vent a le même sens que les rayons lumineux, *Satyrus Janira* ne se montre pas.

L'activité de l'insecte est en relation avec l'intensité d'éclairement des yeux : la nuit elle est nulle, le soir elle disparaît ; par temps gris, quoique chaud, elle est faible.

Cet animal montre de la sensibilité différentielle : le contraste entre de vastes surfaces d'ombre et de lumière le fait s'abaisser immédiatement dans son vol.

*Vanessa Cardui* (**37**). — La relation entre l'éclairement des yeux et les battements des ailes est la même que chez le précédent, mais plus apparente à cause de la plus grande facilité de l'animal à ouvrir ses ailes. Tandis toutefois que *Satyrus Janira* s'oriente contre le vent, *Vanessa Cardui* semble s'orienter par Phototropisme négatif *Vanessa Io* se comporte comme *V. Cardui.*

*Vanessa urticæ* a, au contraire du Phototropisme positif.

## § 3. — H. S. JENNINGS

### EXPOSÉ DU SYSTÈME

Jennings attaque la théorie orthodoxe des Tropismes et édifie une théorie personnelle pour expliquer le comportement des animaux qu'il n'hésite pas à appeler « perhaps the greatest problem of Biology » (**141**).

*Critique de la Théorie des Tropismes* (**140**, **150** et passim). — Les principes essentiels de la théorie orthodoxe sont : 1° L'orientation est le facteur primaire dans la détermination des mouvements des organismes. Elle est due à 2° l'action impérative d'un stimulus externe s'exerçant directement sur les organes moteurs de la partie du corps de l'organisme sur quoi frappe le stimulus et produisant un changement dans l'état de contraction. Le résultat est pour l'animal une position obligatoirement rigide en rapport avec la direction de provenance du stimulus.

C'est une méthode à clef physico-chimique. Les principes en étant posés, l'expérimentation consiste à en trouver partout l'application, en acceptant tout ce qui semble s'accorder avec eux et en comptant pour rien tout ce qui ne s'accorde pas. « Tactique d'autruche », dit Jennings (**150**, p. 19).

Or, les réactions des animaux et spécialement des animaux inférieurs aux stimuli mécaniques, chimiques, thermiques, osmotiques, etc..., montrent que l'orientation n'est pas un fait primaire ni même nécessaire. Dans tous les cas, la réponse est une réaction motrice consistant habituellement en un mouvement en arrière suivi d'un retournement sur un côté structuralement défini amorçant une nouvelle direction. Le fait que dans les réactions à la lumière, l'orientation soit un facteur frappant n'écarte pas la possibilité d'une réaction motrice. L'orientation n'est pas due, en effet, à une action directe du stimulus sur un côté du corps puisqu'elle se produit toujours vers un côté structuralement défini sans rapport avec la partie du corps sur laquelle frappe la lumière. Le retournement peut donc s'opérer vers ou à l'opposé de la source lumineuse ou dans une position intermédiaire et il se répète jusqu'à ce que le pôle antérieur de l'animal soit hors de l'action du stimulus. La théorie des Tropismes pose que dans les organismes, il n'y a que des réactions d'organes indépendants les

uns des autres, les considère donc comme des substances alors qu'il faut les considérer comme des individus.

Cette Théorie des Tropismes, séduisante par sa simplicité, est faible précisément à cause de cette simplicité en désaccord avec les faits biologiques et l'observation analytique des faits. Que la physico-chimie joue un rôle dans le comportement des animaux, c'est possible et parfois évident. Mais l'examen attentif des animaux au naturel, de toute la gamme de leurs réactions sous les mêmes stimuli et sous des stimuli différents nous conduit hors des concepts strictement physico-chimiques. Et quoique convaincu de l'erreur du Vitalisme, JENNINGS affirme qu'il y a dans un organisme autre chose que de la matière, à savoir des *arrangements de matière*, et que le rôle du biologiste est de rechercher comment ces arrangements se produisent et non pas seulement de constater dans les organismes des réactions nécessaires à des excitations impératives de stimuli extérieurs.

*Méthode d'essai et erreur* (**141**). — Le nom de cette méthode est emprunté à Lloyd MORGAN (**224**).

Tandis que chez les êtres inorganiques, il y a des réactions physico-chimiques chez les êtres organiques, il y a une faculté d'adaptation, de régulation, qui consiste à produire des changements d'attitudes correspondant aux changements de milieux.

Comment l'organisme s'adapte-t-il, c'est-à-dire, comment parvient-il à prendre une attitude convenable en présence d'un état nouveau du milieu qui lui offre une difficulté à surmonter ? Est-il nécessaire qu'il prévoit le résultat final de son action réagissante dès qu'il la commence ?

Tout organisme semble guidé par la loi de l'intérêt. Une sensation pénible cause, chez un organisme même inférieur, un changement de comportement qui vise à le placer dans des conditions dont le facteur « souffrance » soit exclu. Si ce changement de comportement ne produit pas son effet, il s'en produit un second, puis un troisième, etc..., jusqu'à l'élimination de la souffrance. Autrement dit, l'organisme sélecte, parmi plusieurs conditions essayées, la condition favorable.

Cette sélection est-elle le résultat d'un choix personnel conscient ? De la conscience des animaux, nous ne savons rien, mais il est visible qu'ils sont capables d'un choix. Qui déterminera ce choix ? La souffrance à écarter ou le plaisir à obtenir peut-être ? C'est possible ; mais, ici encore, nos moyens d'investigation sont impuissants à connaître si un animal peut souffrir ou jouir.

Sans faire appel à ces facteurs douteux, nous pouvons cependant trouver une réponse satisfaisante au problème du comportement des animaux. Les organismes n'ont pas une structure statique mais dyna-

mique. Ils sont le siège de continuels processus vitaux très compliqués parmi lesquels le métabolisme tient la plus large place. Les réactions de ces organismes à des agents externes dépendent de l'action de ces agents sur leurs processus internes. Ainsi, telle *Paramécie* a besoin d'oxygène pour son métabolisme. Si, en nageant, elle rencontre une région sans oxygène, elle réagit en s'écartant, tandis que telle *Bactérie* anaérobie traversera cette même région sans réaction et réagira en touchant une région oxygénée. Dans ces deux cas, chaque fois qu'il y eut interférence d'action extérieure avec les processus métaboliques, il y a eu réaction de l'organisme pour modifier sa trajectoire.

*Bacterium photometricum*, selon ENGELMANN, a son métabolisme favorisé par les rayons ultra-rouges et jaune-oranges et se déplace avec ces couleurs du spectre mues expérimentalement, d'une façon extrêmement nette. Est-il nécessaire d'admettre que cette Bactérie ait quelque connaissance de la relation qu'il y a entre ces rayons et son métabolisme ? Non. Cette bactérie a de l'énergie à dépenser et des couleurs favorisent cette dépense. Qu'un empêchement survienne par interférence, l'énergie est arrêtée de ce côté, elle débordera dans une autre direction et amènera de ce fait un changement de comportement.

Bien entendu, il y a des interférences d'origine interne aussi bien que d'origine externe.

Comment les mouvements produits aboutissent-ils à placer l'animal dans une condition avantageuse à ses processus internes ? Par tâtonnements. Il ne peut accomplir — roue qui ne tourne que dans un sens — que les mouvements qui sont déterminés par sa structure et ses habitudes. Il accomplit ces mouvements et, les interférences agissant comme régulatrices, les accomplit aussi souvent qu'il est nécessaire pour que l'interférence soit supprimée. Ce but atteint, il n'a plus de raison de modifier la direction de son mouvement. Le mode d'activité se résout en rejet d'une condition défavorable, ce qui explique la réaction négative, laquelle est primordiale, la réaction positive n'étant qu'un résultat secondaire : s'étant écarté des conditions défavorables, l'animal suit celle qui lui est favorable.

Un autre facteur intervient : Une action accomplie ou un état physiologique atteint le sont plus facilement par répétition. Ils deviennent habituels. Un état A engendre un état B qui engendre un état C qui engendre un état D. La répétition favorisant de plus en plus le passage de A en B en C en D, il y aura, au bout d'un certain temps, passage très rapide de A en D, avec suppression des mouvements d'essais de A à B, de B à C et de C à D. Cette loi d'habitude ne comporte en aucune façon la connaissance par l'organisme agissant d'un but prévu et poursuivi.

Plusieurs *Objections* se présentent :

1° Beaucoup d'animaux sont pourvus dès leur naissance de méthodes régulatrices de réactions à certains stimuli. Comment alors prétendre qu'ils se comportent par tâtonnements ?

JENNINGS n'est pas loin de penser qu'il y ait ici un résultat de l'hérédité. Si l'hérédité n'est pas acceptée, il ne reste à admettre que l'action de la sélection naturelle sur les animaux possédant des méthodes régulatrices, ou bien, en désespoir de cause, le Vitalisme ;

2° Certains animaux ont un comportement mal ou peu régulateur. Qu'en penser ? Il est évident que trois conditions au moins peuvent produire des irrégularités de comportement. D'abord, l'organisme étant formé de substances soumises aux lois physico-chimiques, est quelquefois la victime de ces lois sans moyen de réaction utile. Exemple : Un muscle soumis à un courant électrique, une brûlure qui détruit la substance vivante en dépit de toutes ses réactions. Ensuite, un organisme ne peut exécuter que les mouvements que lui permet sa structure, et ces mouvements ne lui permettent pas toujours de se libérer de l'interférence d'un stimulus avec ses processus vitaux. Exemple : Une *Planaire* placée dans de l'eau chaude. Enfin, certaines réponses peuvent être fixées par l'habitude de répondre à des conditions ordinaires d'excitation, qui sont insuffisantes en cas de conditions extraordinaires.

JENNINGS note qu'il y a une remarquable ressemblance entre cette régulation des animaux inférieurs et celle qui intervient dans les organismes élevés et qui ressortit à l'intelligence. Objectivement parlant, l'auteur ne voit aucune raison de penser que la régulation par l'intelligence soit fondamentalement différente de la régulation tout court.

*La méthode d'Essai et d'Erreur dans le comportement des organismes inférieurs.* — JENNINGS a donné une illustration de fonctionnement de cette Méthode (**140**, 7) dans le comportement des Protozoaires libres (Flagellés et Infusoires ciliés). Cette méthode est celle, que rappelle L. MORGAN (**224**), du chien qui ayant un bâton dans la bouche veut passer à travers les barreaux d'une barrière, et constatant qu'il ne le peut pas, finit par incliner la tête pour placer l'axe du bâton selon l'axe des barreaux, après plusieurs essais infructueux. Il fait acte d'intelligence apparente. Chez les animaux inférieurs, le procédé est le même, bien qu'il ne donne aucune place à quelque apparence d'intelligence. Sous l'action d'un stimulus qui les incite à une réaction motrice, ils essaient d'aller de l'avant dans différentes directions et ceci tant que le stimulus continue son action sur eux.

Ces organismes tournent en nageant autour de leur grand axe et, en même temps, dévient sur un côté structuralement défini. D'où spirale. L'organisme est donc successivement dirigé vers plusieurs points de l'espace. En même temps, le mouvement des cils antérieurs attire vers la tête d'une courte distance un peu d'eau qui constitue chaque fois, un échantillon d'eau. Cet échantillon d'eau peut devenir un stimulus (plus chaud ou plus froid, ou modifié chimiquement) amenant une réaction. Alors l'animal stoppe, nage un peu en arrière, puis nage de nouveau en avant dans le sens vers lequel il est incliné. Dans ce nouveau mouvement, il reprendra des échantillons d'eau et tant que cette eau présentera les qualités qui déterminent la réaction, la réaction continuera. Quand ces qualités cesseront de se manifester, l'inclinaison cessera et l'organisme nagera de nouveau en avant.

En somme, cette méthode est simple. Mais il peut y avoir des complications de détail. Exemple : La répétition du mouvement en arrière et la cessation par intervalles de la réaction avec tendance à la marche en avant.

Quelquefois la stimulation est reçue de façon à ne pas affecter le courant produit par les cils, d'où les essais ne peuvent être faits par le pôle antérieur. Par exemple dans le cas de lumière ou de contact avec des objets. Cependant, dans ce cas, il y a méthode d'Essai et Erreur. En cas de contact, il y a mouvement en arrière, puis mouvement sur le côté structuralement défini, puis pointement dans différentes directions, puis réactions répétées jusqu'à cessation de la rencontre de l'obstacle. De même dans le cas de lumière. Exemple : *Stentor* ou *Euglène*. *Stentor* est phototropique négatif, *Euglène* positif. Le changement d'intensité agit comme stimulus, le point sensible paraissant être le pôle antérieur. Si l'animal rampe, même méthode, saut qu'il n'y a pas de rotation sur l'axe.

La même méthode dirige aussi le comportement des *Infusoires*.

Item pour les *Bactéries*. Ici, les détails des mouvements ne sont pas perçus, à cause de la petitesse des organismes, mais l'essentiel est que ces organismes changent la direction de leurs mouvements jusqu'à cessation de la stimulation.

Chez les *Métazoaires*, le système nerveux et la différenciation de l'organisme permettent de localiser plus précisément la source du stimulus, d'où il y a choix de direction sans que soient nécessaires des essais préalables. Exemple : *Rotifères* ou *Hydres*.

Mast (**197**) a trouvé par exemple que l'*Hydre* excitée par la chaleur se meut au hasard et non pas à l'opposé de la source de chaleur. Mœbius (**217**) a constaté que le Mollusque *Nassa*, quand un morceau de nourriture est jeté dans son aquarium, ne s'oriente pas selon les

lignes de diffusion de la matière alimentaire, mais va, tantôt à droite, tantôt à gauche, comme un homme ivre qui se guide par essais avec son bâton.

Les *Astéries* tâtent aussi l'espace quand on les retourne sur le dos.

Revenons à la Méthode d'Essai et Erreur chez les *Infusoires*. Il est possible de formuler ainsi leur méthode de réaction : Quand ils sont stimulés par un agent de quelle que sorte que ce soit, l'organisme se meut machine en arrière et tourne vers son côté structuralement défini pendant qu'en même temps, il continue sa révolution sur son grand axe. Par ce moyen, les organismes se maintiennent dans des conditions d'existence favorables, hors des régions froides ou chaudes, par exemple, ou hors de dangers chimiques ou osmotiques.

Mais qu'est-ce qui constitue l'erreur ? L'expérience montre que l'erreur du point de vue du comportement est aussi une erreur du point de vue des intérêts généraux de l'organisme, c'est-à-dire de l'exercice de ses fonctions normales, de celles qui se rattachent à la conservation de l'individu ou de l'espèce.

*États physiologiques comme facteurs déterminant dans le comportement des organisations inférieurs* (**140**, 5). — Comme il est facile de s'en rendre compte, le comportement des organismes inférieurs dépend largement de l'état physiologique de ces organismes.

Pour étudier ces états physiologiques variables, Jennings prend d'abord comme type *Stentor*.

Stimulé par la lumière. *Stentor* présente au moins 6 états physiologiques différents :

1° Quand il est épanoui, il réagit à la lumière en se contractant dans son tube ;

2° Il ne répond plus au stimulus ;

3° Il répond au stimulus en se tournant dans une nouvelle position ;

4° Il répond en renversant son courant ciliaire ;

5° Il répond par des contractions fortes et répétées ;

6° Il répond en demeurant plus longuement contracté, puis se sépare de son point d'appui.

Ces états ne sont sans doute pas séparés mais en continuité et il est vraisemblable qu'on pourrait discerner des états intermédiaires.

Hodge et Aikins (**125**) ont montré que les réactions de *Vorticella* varient avec les états physiologiques.

Jenning lui-même l'a trouvé pour d'autres *Infusoires ciliés (Carchesium, Epistylis)* (**133**).

Dans le cas d'*Infusoire libres*, cela n'a pas été prouvé : on observe ordinairement que des réactions motrices ; il est quasi impossible d'observer les autres réactions. Pourtant on a remarqué de grandes différences de réactions entre des *Infusoires* en contact avec des solides ou non (**132**). Rhumbler constate que *Amoeba verrucosa* rejette une algue après ingestion commencée (**271**).

*Etats physiologoques des Métazoaires inférieurs.* Type : *Planaire.* — Pearl a fait voir qu'il y a chez les *Planaires* une dépendance des réactions de l'organisme avec l'état physiologique (**248**) :

1° Ces animaux sont fréquemmeut à l'état de repos : inactifs, donnant peu de réponse aux stimuli. Il faut un fort stimulus et alors la réponse est négative. (Etat de basse tonicité) ;

2° Habituellement, il y a réaction positive à un très léger contact, négative à un fort contact. (Etat de condition normale) ;

3° Après stimulations répétées, activité accrue. (Etat d'excitation),

4° Après stimulations répétées dans cet état sur un seul côté et des réponses négatives, changement de signe. (Etat de sur-stimulation) ;

5° Quelquefois, pendant un temps court (2 ou 3 heures) plus d'activité que d'ordinaire. Il y a des mouvements rapides mais non comme d'animaux excités : le pôle antérieur est levé et il y a balancement de côté et d'autre. Tous les stimuli provoquent des réactions négatives (Etat d'activité augmentée).

Il y a des changements dans le sens des Tropismes, tous les observateurs l'ont remarqué. Il y a des changements de sens avec les changements d'intensité du stimulus. Il peut y avoir interférence de stimuli : cas d'induction hétérogène, où l'action d'un stimulus renverse ou modifie la réaction d'un autre. (Renversement de signe phototropique par changement de température). De plus, l'altération des conditions physiologiques peut causer des mouvements définis sans stimulus externe : mouvements spontanés. Exemple : une *Hydre* se contracte spontanément chaque 1 1/2 — 2 minutes ; item une *Vorticelle*. Ceci ne peut s'expliquer que par un changement de condition interne.

Quelles sont les causes des changements dans les conditions physiologiques ?

1° Un simple stimulus peut causer un changement d'état physiologique ;

2° Une répétition de stimulus peut produire un état physiologique que ne produit pas un simple stimulus ;

3° Des causes internes indéfinissables peuvent donner lieu à des changements d'état physiologique (Mouvements spontanés, mouvements rythmiques) ;

4° Le mouvement ou la réaction subie par l'organisme peut changer l'état physiologique.

## TRAVAUX DE JENNINGS

*Ciliés et Flagellés:* (140, 2). — Animaux expérimentés : *Stentor cæruleus* — *Euglena viridis* — *Cryptomonas ovata*. Les observations de JENNINGS l'incitent à ne pas se rallier à la théorie orthodoxe des Tropismes.

Chez les animaux précités, la réaction à la lumière ou à tout autre stimulus prend la forme d'une réaction motrice dans laquelle l'organisme accomplit une série régulière de mouvements. D'abord habituellement, ils stopent ou nagent en arrière puis tournent d'un côté structuralement défini, puis continuent leur marche en avant. Le résultat est un changement de direction. Par suite de la rotation continuelle sur son grand axe en même temps que de la déviation vers un certain côté, l'organisme est pointé successivement dans plusieurs directions. Lorsque dans une de ces directions il ne rencontre plus de stimulus qui le fasse dévier, il nage en avant dans cette direction. En somme, il choisit sa direction après tâtonnements, ce que JENNINGS nomme la méthode de l' « Essai et Erreur ».

Quelle est la nature de l'agent qui cause la réaction ?

La cause première et essentielle de la réaction est le changement de lumière. Ce changement doit être soudain mais n'a pas besoin de l'être beaucoup. Il agit comme un stimulus effectif quoique le degré de lumière précédant ce changement et celui qui le suit ne produiraient aucun résultat par action continue. Ceci est sensible chez *Euglema :* la lumière venant de côté étant décrue à un certain degré, il y a réaction marqué au moment du changement quoique la direction et l'orientation de l'organisme avant et après le changement soient les mêmes.

De plus, le changement d'éclairement agit indépendamment de la direction des rayons lumineux : un *Stentor*, par exemple, passe de l'ombre à la lumière même quand l'animal est orienté le pôle antérieur à l'opposé de la lumière.

Le changement d'éclairement agit également quand il intéresse tout l'organisme ou seulement le pôle antérieur. Dans tous les cas, c'est l'effet du changement sur le pôle antérieur qui se traduit par la réaction.

L'*intensité absolue* de la lumière affecte la réaction en déterminant dans un cas donné si une réaction sera causée par un accroissement ou une diminution de lumière. C'est elle qui détermine aussi, dans une lumière continue, si le pôle sensitif antérieur sera dirigé vers ou à l'opposé de la source lumineuse.

Indirectement, la *direction* d'où vient la lumière est un facteur déterminant dans les réactions. Par suite de la trajectoire spirale de natation des organismes, de telles conditions sont fournies, que, dans un champ continuellement éclairé d'un côté, le pôle sensitif antérieur d'un organisme non orienté est sujet à des changements répétés d'intensité d'éclairement. Le résultat est que les organismes qui répondent par réaction motrice à un accroissement d'éclairement au pôle antérieur doivent s'orienter le pôle antérieur à l'opposé de la lumière, et que ceux qui réagissent à une diminution d'éclairement doivent s'orienter le pôle antérieur vers la lumière.

Les résultats de cette méthode de réaction peuvent être établis comme il suit : Dans un organisme négatif, la lumière tombant sur le pôle antérieur cause une réaction par laquelle ce pôle est pointé dans beaucoup de directions différentes. La réaction cesse aussitôt qu'est atteinte une direction pour laquelle le pôle antérieur se trouve à l'opposé de la lumière. Dans un organisme positif, si le pôle sensitif antérieur se trouve à l'ombre, une réaction se produit par laquelle ce pôle est pointé dans diverses directions ; la réaction cesse dès que ce pôle n'est plus à l'ombre. La réaction a donc lieu par le procédé de l' « Essai et Erreur », par sélection d'une position pour laquelle il n'y ait plus stimulation de l'organisme. Donc les facteurs produisant la réaction à la lumière chez les organismes inférieurs sont essentiellement les mêmes que chez les organismes élevés, en particulier chez l'homme. Ces facteurs sont les variations en intensité d'éclairement et indirectement la direction d'où vient la lumière. L'*Euglène* comme l'homme est stupéfiée par de brusques changements de lumière. (V. Bancroft [**11**]).

Par contre, un changement graduel d'éclairement ne produit pas de réaction, ce qui explique le comportement des « swarm-spores » observées par Strassburger (**292**) lesquelles errent au hasard dans une goutte d'eau éclairée à travers un prisme noir d'inégales épaisseurs sans présenter de réactions motrices. Dans ce cas, le seuil de stimulation n'est pas atteint. S'il est atteint, comme dans les expériences

semblables de Holt et Lee (**131** *bis*) sur le *Stentor* (phototropique négatif), l'animal tend à gagner la partie la plus sombre.

Les résultats de cette étude de Jennings sur les *Ciliés* et *Flagellés* semblent en contradiction avec certaines conclusions générales de Radl (**267**).

Radl arrive à cette conclusion que la lumière oriente les organismes par pression mécanique exercée sur eux. Cette pression trouble l'équilibre de leur corps qui est alors poussé à changer de position pour retrouver son équilibre. Un des arguments de Radl est l'automatisme des oscillations des organismes qui est en contradiction avec le tâtonnement des Essais imaginés par Jennings.

La conclusion générale de Jennings est d'une grande humilité : « I question much if there has not been undue haste in framing precise definitions for the phenomena of animal behaviour, when we know so little about the phenomena in any thorough way ». (p. 71)

*Rotifères* (**140**, 3). — Animaux expérimentés : Plusieurs genres de *Rotifères*, mais spécialement *Anuræa cochlearis*.

Les résultats de Jennings en ce qui concerne les réactions de ces animaux sont essentiellement les mêmes que ceux obtenus pour les *Infusoires ciliés*.

Dans les réactions aux stimuli mécaniques, chimiques, thermiques, l'orientation n'a rien de frappant. L'organisme tourne sur son côté dorsal quand il est stimulé. De cette façon il évite la source du stimulus. Dans la réaction négative à la lumière, l'organisme s'oriente le pôle antérieur à l'opposé de la source de lumière, de la même manière que fait le *Stentor*. L'animal tourne sur son côté dorsal sans relation avec le côté sur lequel frappe la lumière, et continue son retournement ou le répète jusqu'à ce que le pôle antérieur soit dirigé à l'opposé de la source de lumière.

En cas de courant électrique continu, *Anuræa* s'oriente et nage directement vers la cathode : l'orientation est obtenue de la même façon que par la lumière. Quand le courant est donné ou renversé, l'animal tourne sur le côté dorsal et continue son retournement jusqu'à que son pôle antérieur soit dirigé vers la cathode. Ainsi sa direction est partout dépendante d'un facteur interne et non premièrement du chemin par lequel le stimulus agit sur l'organisme.

De l'avis de Jennings, ces réactions sont en contradiction avec la théorie des Tropismes qui regarde l'orientation comme un trait essentiel des réactions et qui tient que l'action de l'agent stimulant est direct sur les organes moteurs du côté du corps sur lequel il agit. En fait, les *Rotifères* suivent la méthode d' « Essai et Erreur » : incitation

subie par l'animal à tâter avec sa tête les diflérentes directions et à sélecter celle où le stimulus n'agit pas.

*Mouvement spiral d'organismes nageants (Ciliés, Flagellés, Rotifères)* (**137**). — Beaucoup d'organismes inférieurs nagent en spirale. Quelle est la signification biologique de ce phénomène ?

Les Ciliés et Flagellés sont en général asymétriques. Donc, s'ils nagent, ce n'est pas en ligne droite : ils tendent à décrire une ligne courbe. *Loxodes rostrum* dévie à droite, les *Hypotriches* dévient à gauche. La révolution sur le grand axe combinée avec le mouvement en avant, compense cette tendance à la trajectoire courbe.

La cause mécanique de la révolution sur l'axe a été souvent discutée. Chez les *Ciliés*, elle a trois facteurs possibles : la plantation oblique des cils, — la position oblique du péristome, — la forme asymétrique du corps des animaux. Les mouvements et réactions de l'organisme diffèrent quand il nage en liberté et quand il se meut le long d'une surface : dans ce dernier cas, pas de rotation.

En présence d'un stimulus, l'animal répond en se tournant vers un côté structuralement défini.

Même les *Rotifères*, qui sont des animaux à structure bilatérale, nagent en décrivant une spirale. Lorsqu'ils rampent sur une surface, cette rotation du corps ne se produit pas, la seule déviation possible étant à droite ou à gauche.

Mais il faut remarquer que le côté dorsal et le côté ventral ne sont pas semblables ; l'animal en nageant peut se tourner vers l'un ou vers l'autre ou dans des directions intermédiaires. En fait, le *Rotifère* nageant tourne vers le côté dorsal. Il ne peut pas se détacher du fond sans ce demi-tour, et s'il nage sans rotation sur son axe, il décrit une courbe fermée, d'où la nécessité de cette rotation pour suivre la ligne droite.

*Actinies* (**143**). — Nagel (**226**) et Parker (**235**) ont montré que la réaction à la nourriture des *Actinies* sous de faibles stimuli change par répétition de stimulation. *Metridium* ou *Adamsia* prennent d'abord le papier buvard imprégné de jus de viande qu'on leur offre, puis si l'on multiplie les offres de ce genre en les alternant avec des offres de viande, ils refusent le papier et n'acceptent que la viande.

Torrey (**296**) a constaté que l'état de faim ou de satiété détermine largement la réaction. Ses expériences portaient sur *Sagartia*. Cet état de faim ou de satiété a-t-il quelques connexions avec les changements de réaction observés par Nagel et Parker, ou sont-ils d'un caractère différent ? Autrement dit, y a-t-il changement de comportement par changement d'état métabolique ? C'est le problème que veut essayer d'élucider Jennings.

*Stoichactis Helianthus*. — C'est un animal très vorace qui se remplit à pleins bords de morceaux de crabes. Mais lorsqu'il est rempli, les mouvements de ses tentacules sont plus lents ou même cessent, et l'animal laisse reposer sur son disque les morceaux de nourriture sans les avaler. La réaction est donc sous la dépendance de l'état interne de l'organisme.

Quand *Stoichactis* est rassasié, il rejette la nourriture et, par cette réaction, maintient son disque propre. Pour se nettoyer ainsi, l'animal se livre à des gonflements, positions penchées, exposition des parties salies au courant d'eau, etc.

*Aiptasia*. — Si le sommet d'un des longs tentacules est touché, il y a rapide contraction. Il est à remarquer que le disque et la colonne se contractent fortement avant que les tentacules soient eux-mêmes complètement contractés.

Quand il est nourri alternativement avec du papier filtre imbibé de jus de crabe et de la viande de cet animal, *Aiptasia* avale vivement les huit premiers repas, au neuvième (papier) il rejette, au dixième (viande) il rejette aussi. Parfois, il accepte encore la viande seule. Donc la faim ou la satiété sont des facteurs essentiels du comportement de ces animaux. Ce n'est d'ailleurs pas la plénitude de la cavité digestive qui détermine l'acceptation ou le rejet des aliments, mais quelques changements dans les processus métaboliques. Si la cavité digestive est remplie avec du papier, l'effet n'est pas le même que si elle l'était avec de la viande, car le papier étant rejeté, il y a reprise immédiate.

La réaction devient de moins en moins rapide au fur et à mesure que l'animal est nourri. Quand il approche de la satiété, il peut dégorger et réingurgiter plusieurs fois la nourriture avant de la rejeter tout à fait.

Il y a acclimatation aux stimuli.

Un léger stimulus produit d'abord une forte réaction. A la répétition, il n'y a plus de réaction ou seulement une très faible. Si, par exemple, on fait tomber des gouttes d'eau une à une sur l'animal, il n'a plus de réaction, en général, après la première.

*Aiptasia* aime l'ombre. Exposée à la lumière, elle se contracte. Dans la lumière du jour, elle demeure contractée pendant plusieurs heures, mais ensuite elle s'épanouit en dépit de la lumière.

Dans l'ombre, l'animal dirige son disque vers la source de lumière par contraction sur le côté de la colonne exposé aux rayons lumineux.

Les modifications de réactions sont des résultats d'expériences passées. En effet, quand de l'eau tombe goutte à goutte sur *Aiptasia*, nous avons dit que la première seule cause une réaction. Si cette chute

d'eau continue, l'animal, après avoir cessé de réagir, change de direction. Item, après plusieurs coups de baguette répétés : il y a changement de direction et finalement changement de place. Les réactions sont les mêmes que celles décrites pour le *Stentor* par JENNINGS (**138**) et pour l'*Hydre* par WAGNER (**306**).

Il est à remarquer qu'*Aiptasia annulata*, qui vit dans des trous de rochers ou des coraux, a souvent la forme incurvée ou en S et que, transportée hors de ces habitats, elle retient cette irrégularité de forme par une sorte d'habitude.

EN RÉSUMÉ, les activités et leurs modifications des *Actinies* sont clairement dirigées à adapter l'animal à son milieu.

*Astéries* (**146**). — Animal expérimenté : *Asterias Forreri de Loriol*. Cette espèce est phototropique négatif. En effet, dans un aquarium dont un côté est tourné vers la lumière, cet animal s'éloigne de la lumière. Transporté d'une région sombre à une région éclairée, il se trouble et rampe activement. Si une partie de son corps est à l'obscurité, l'animal se meut vers le côté sombre et après exploration s'y maintient tranquille. Dans une région éclairée d'où il ne peut sortir, il prend une position telle que les parties de son corps les plus sensibles soient abritées de la lumière. C'est la partie ventrale, moins pigmentée, qui est la plus sensible. Mis sur le dos, il tend, pour se redresser, à se tourner du côté moins éclairé.

*Astéries* est stimulé par la lumière de telle façon qu'il tend : 1° à se mouvoir loin de la source lumineuse, en direction des rayons ; 2° à se mouvoir de la partie la plus éclairée à la partie la plus sombre. Or, il se peut que ces deux directions ne coïncident pas pour un cas donné. Alors, l'animal ira-t-il vers l'ombre ou bien loin de la source lumineuse, mais en demeurant dans la lumière ? Autrement dit, subit-il l'action de la direction des rayons ou la différence d'intensité de la lumière ? Il est impossible de réaliser ce problème car, quand l'animal est éclairé d'un côté, il est à l'ombre de l'autre et va du côté de l'ombre portée par son corps. On peut poser la question de cette manière : Quand il y a des inégalités d'éclairement dûs à différents objets, l'animal va-t-il vers l'ombre portée par son propre corps ou vers celle qui est due à d'autres objets ? Pendant quelque temps, il va vers l'ombre portée par son corps.

Si la moitié de son corps côté soleil est ombrée par un écran noir, de telle sorte que l'autre côté soit en lumière, il va vers l'ombre de l'écran, donc dans la direction du soleil. En somme, il cherche l'ombre, celle de l'écran si elle est prépondérante sur celle de son corps.

*Facteurs déterminant les réactions à des stimuli externes donnés :*

1° Interaction et interférence de stimuli.

L'*Astérie* éclairée d'un côté s'éloigne de ce côté par le jeu de son Phototropisme négatif, mais si elle entre en contact avec un objet solide, elle se meut vers cet objet, même s'il est en lumière ;

2° Effet de la position du corps.

Les mouvements de l'*Astérie* sous la stimulation sont en partie déterminés par la position de l'animal au moment de l'entrée en action du stimulus ;

3° Persistance de l'impulsion dans une certaine direction.

Un animal progressant dans le sens opposé des rayons solaires, saisi et retourné brusquement de 180°, continue à progresser pendant quelques secondes, donc dans le sens diamétralement contraire au premier, en vertu de la vitesse acquise. Quelquefois on constate une tendance obstinée de l'animal à se mouvoir vers une certaine direction, sans aucune relation avec les conditions extérieures ;

4° Effet des stimuli antérieurs.

L'animal cherche un objet disparu, ce qui est un phénomène voisin de la formation d'une habitude ;

5° Effet de l'état physiologique : réaction à la situation dans son ensemble.

En somme, le comportement de l'animal dépend, — de la présence d'autres stimuli, — des stimuli antérieurs, — des réactions antérieures, — de la situation où il se trouve au moment de l'action du stimulus, — et d'autres facteurs encore.

En un mot, le comportement de l'animal dépend de son état physiologie, c'est-à-dire des circonstances présentes et de ses expériences passées.

*La réaction redressante.* — L'animal placé sur le dos tend à se redresser. La lumière a une action sur le sens de ce retournement. Trente expériences à ce sujet ont donné les résultats suivants : vingt animaux se retournent du côté opposé à la lumière, quatre se retournent obliquement par rapport à la lumière, trois à angles droits avec la direction de la lumière, trois vers la source lumineuse.

Comment chaque partie du corps joue-t-il son rôle pour obtenir par exemple le résultat redressement ou, plus exactement, qu'est-ce qui décide chacune de ces parties à jouer ce rôle ? Nous ne pouvons pas admettre l'action de simples stimuli indépendants les uns des autres ; le milieu doit jouer son rôle aussi. L'organisme réagit en temps qu'unité à une situation totale et non pas *per partes*.

Driesch (**84-85**) a imaginé une théorie. « Il y a, dit cet auteur, quelque chose, qui peut être appelé un Psychoïde ou plus généralement une *Entéléchie*, qui est interpolé dans la chaîne d'action. Cette Entéléchie est quelque chose qui intervient dans l'action, ou en compensant les différences en potentiel entre diverses forces opposées, ou en donnant une fin à une compensation existante de telle sorte que quelque chose arrive là où autrement il n'y aurait rien, ou cesse d'arriver où il y aurait quelque chose. « Cette interférence de l'Entéléchie survient quand l'intérêt de l'organisme le commande et son action tend à la production d'un résultat futur défini. Elle n'est pas une forme d'énergie ni une résultante de facteurs physico-chimiques présents mais quelque chose de nouveau et de différent de cette dernière. C'est à elle qu'est due l'action unifiée dans l'intérêt de l'organisme.

*Spirostome et Stentor* (**133**). — Dans un précédent travail (**134**) l'auteur a montré que les *Paramécies* n'ont qu'une seule réaction motrice en réponse à tous les différents stimuli, qu'ils réagissent sans relation avec la position de l'agent stimulateur, qu'il est donc impossible de dire qu'ils sont attirés ou repoussés par lui. Il étudie maintenant d'autres espèces, spécialement *Spirostomum ambiguum* et *Stentor polymorphus*.

*Stentor ambiguum* a l'avantage d'être assez long pour qu'on puisse l'exciter en diverses parties du corps sans intéresser les autres à cette excitation (quelque fois 2, 3 mm).

Il trouve que les réactions de ces deux animaux sont semblables essentiellement à celles des *Paramécies*. A chaque stimulus, ils répondent en faisant machine arrière, en tournant sur un côté structuralement défini, puis en nageant de nouveau en avant. Chez ces animaux, il y a une contraction accessoire du corps au moment de l'excitation. La réaction n'est pas modifiée par la position du stimulus. La direction du mouvement est la même si la source du stimulus est à la partie antérieure, postérieure, latérale ou même si elle n'est pas localisée du tout. Si le stimulus agit à la partie antérieure, l'animal réagit en s'en éloignant. S'il agit à la partie postérieure, il réagit en nageant vers lui, même si mort doit s'ensuivre.

Le fait que trois *Ciliés* aussi dissemblables que *Paramécie*, *Stentor* et *Spirostome* ont cette similitude de réactions, fait naître la supposition que le mode de réaction est général chez les *Infusoires ciliés*.

Ces constatations sont en désaccord avec les théories mécanistes et spécialement celle de Le Dantec *(La Matière vivante)* d'après laquelle, la matière vivante réagirait d'une façon purement physico-

chimique, en tant que substance, par différence de tensions protoplastiques, manifestant le conflit entre le centre de diffusion chimique et le centre de la masse protoplastique. Cette théorie néglige le fait de la différenciation dans ces organismes des axes le long desquels le mouvement a lieu, aussi bien que celui qu'ils se meuvent par le moyen d'organes définis de locomotion : cils, flagellum...

En fait, l'organisme réagit non comme une substance mais comme un individu, et la nature de la réaction est conditionnée par le mécanisme interne et les différenciations structurales de son corps.

De même, ces résultats de JENNINGS s'opposent à l'introduction de la psychologie dans le comportement des animaux inférieurs : leurs organes sont comparables à des machines dont les roues ne peuvent tourner que dans un sens quel que soit l'impulsion du moteur.

*Ver de terre.* — Miss SMITH (**284**) a montré que, pour le *Ver de terre*, l'action qui s'exerce sur lui est loin d'être simple et qu'il alterne plusieurs fois ses mouvements jusqu'à sélection d'une direction. Ces résultats sont confirmés par HOLMES (**129**) qui trouve que les mouvements de hasard jouent une large part dans la direction de locomotion de cet animal. Cet auteur lui dénie même des points de localisation de stimuli lumineux. Cependant, on ne peut admettre le mot hasard : les mouvements ne peuvent être indéterminés absolument. Quels sont les facteurs orientant qui interviennent ? Problème complexe.

JENNINGS expérimente avec *Lumbricus terrestris L.*

L'animal est placé sur du papier mouillé et excité avec une pointe de verre.

Les expériences donnent les résultats suivants :

1° Facteurs externes.

La réaction est proportionnée à l'intensité de stimulation.

La stimulation effectuée d'abord d'un côté, puis de l'autre, peut amener dans les deux cas un mouvement en directions opposées. Ceci n'a rien d'absolu, la réaction dépendant de beaucoup d'autres facteurs. En général, un stimulus d'une certaine intensité à droite produit un mouvement à gauche et réciproquement.

Dans la région arrière du tiers antérieur du corps, ce facteur joue peu ou ne joue pas.

Un stimulus assez fort sur la face dorsale du tiers antérieur produit marche arrière, puis marche avant.

Assez fort stimulus sur moitié postérieure produit marche avant.

Assez fort stimulus entre ces deux régions produit une extension de la partie antérieure en avant, de la partie postérieure en arrière. Mais le mouvement antérieur l'emporte bientôt.

Stimulus latéral sur le quart ou tiers antérieur fait se retourner l'animal du côté opposé ; le même stimulus sur la partie postérieure ne fait jamais retourner l'animal.

Même effet avec la lumière.

Violent stimulus à l'arrière, fuite en avant et agitation de la partie arrière. Si le ver est coupé, la partie antérieure fuit, la partie postérieure se débat ;

2° Facteurs internes.

La réaction à un stimulus dépend en partie de ce que l'animal faisait au moment du stimulus et de sa position au moment de la stimulation.

Le *Ver* agite sa tête à droite et à gauche. S'il est stimulé quand sa tête est à droite, il la porte à gauche.

La réaction dépend aussi d'une tendance générale de l'animal à se mouvoir en avant plutôt qu'en arrière. Un stimulus antérieur le porte en avant (loin de la source). Un stimulus postérieur le porte en arrière (loin de la source) puis en avant (vers la source).

La réaction à un stimulus dépend également de la direction dans laquelle marchait l'animal au moment de la stimulation. S'il est au repos, la stimulation arrière le porte en avant, la stimulation avant le porte en arrière. Si l'animal marche, la stimulation n'importe où le porte en avant.

La réaction dépend enfin des stimuli antérieurs.

A l'état de repos, pas de réaction à un léger stimulus.

En état d'activité modérée, un stimulus antérieur le porte en arrière ; postérieur en avant ; latéral, loin du côté stimulé.

En état d'excitation après des stimuli répétés, il y a persistance dans la direction prise après un arrêt de quelques secondes.

En état de grande excitation, l'animal hâte son mouvement.

En état de très grande excitation, après de multiples excitations, un stimulus antérieur lui fait faire volte-face rapide et il prend une nouvelle direction.

En état d'extrême excitation allant jusqu'à une blessure, il y a redressement de premier quart du corps avec balancement frénétique, même sous une légère excitation.

En résumé, le comportement du *Ver de terre* ressortit à la méthode d' « Essai et Erreur ».

## § 4. — C. B. DAVENPORT

### IDÉE GÉNÉRALE

Ce qui caractérise la note personnelle de DAVENPORT dans l'établissement de la Théorie des Tropismes qu'il étudiait dès 1897, c'est l'élargissement du concept de stimulation dépendant selon lui, non seulement de conditions externes mais de conditions internes, et l'exposé de la notion d'*accordement* de l'animal avec son milieu, au point de vue lumière, gravité, chimisme, etc...

DAVENPORT se dit lœbien. Autant qu'à LŒB ne s'apparente-t-il pas à JENNINGS ?...

Il signale d'abord (**74**) des causes d'erreurs dans l'appréciation du Phototropisme. Il rappelle à ce sujet les expériences de SACHS (**278**) : certaines substances passives, telles que des gouttes d'huile peuvent dans un mélange d'eau et d'alcool montrer un groupement vers la lumière ou loin d'elle, pour des raisons purement physiques. La température différente d'une zone à l'autre de l'eau qui sert à l'expérience détermine en effet dans le liquide, des courants qui entraînent les organismes. Ou bien, il arrive qu'il y ait dans le cristallisoir des organismes chlorophylliens produisant de l'oxygène à la lumière, et cet oxygène joue pour d'autres petits organismes le rôle de centre d'attraction. Dans ces deux cas, il y a simulation de Phototropisme.

DAVENPORT cite ensuite un certain nombre de travaux antérieurs, intéressant surtout la Botanique : ceux de NAGELI (**230**) montrant que les spores d'Algues (swarm-spores) sont influencées par la lumière, ceux de FAMINTZIN (**105**), que les mêmes organismes éprouvent un renversement de signe phototropique de positif à négatif, quand l'intensité lumineuse augmente, ceux de STRASBURGER (**292**), constatant que le même phénomène est reproduit par des Flagellés, *Chilomomas* et *Euglena*, et aboutissant à cette conclusion que les petits organismes répondent mieux que les gros, ceux d'ENGELMANN (**94**), reconnaissant le Phototropisme d'*Euglena*, de CIENKOVSKI, (**59**), VERWORN (**303**) et OLTMANNS (**231**) sur le Phototropisme de *Volvox*, de STAHL (**286-287**) KLEBS (**159**), ADERHOLD (**3**) sur le Phototropisme de *Closterium*.

DAVENPORT établit enfin une liste d'une trentaine de Métazoaires réagissant à l'action lumineuse et conclut : En général, les animaux

vivant à l'ombre sont phototropiques ou photopathiques positifs. Il tente ensuite de préciser les *Lois générales du Phototropisme et de la Photopathie.* Le sens de la réponse dépend de conditions internes et externes.

*Conditions internes.* — Toutes choses égales d'ailleurs, des organismes donnent des réponses différentes. Pourquoi ? Parce que chaque organisme *s'accorde* à son champ particulier d'intensité lumineuse.

Ainsi, des organismes phototropiques positifs le sont seulement en présence d'une certaine intensité lumineuse. Au-dessous, pas de réponse ; au-dessus, réponse négative.

Lœb explique le vol des papillons de nuit à la lumière artificielle en disant que tous les papillons sont phototropiques positifs et que si les papillons de nuit ne volent pas vers le soleil, c'est que, pendant le jour, ils dorment. Davenport croit que les papillons de nuit sont seulement accordés à la lumière faible, tandis que les papillons de jour sont accordés à la lumière forte : la lumière solaire attire les seconds et refoule les premiers, et la lumière nocturne qui ne suffit pas à émouvoir les papillons de jour, attire les papillons de nuit. On remarque, en effet, que ceux-ci se dirigent vers les fenêtres à l'aube, (lumière faible).

Une autre condition interne modifiant le sens du Phototropisme, est la période d'existence où se trouve l'animal. Davenport rapporte, à ce sujet, les preuves fournies par Lœb concernant le comportement des fourmis à l'époque nuptiale et les autres, les pucerons ailés et les autres, les mouches à l'état larvaire et les adultes.

*Conditions externes* : a) *Lumière.* — Les *Nauplius de Balanes* (Groom et Lœb **116**) et d'autres animaux pélagiques montent à la surface de l'eau, la nuit, et s'enfoncent avant le plein soleil. Accordement à l'intensité lumineuse, dira-t-on. Non, dit Davenport, car ces organismes exposé à la lumière du soleil au commencement de l'après-midi, sont phototropiques positifs, et c'est seulement quand le jour progresse qu'ils se meuvent loin de la fenêtre ensoleillée.

Si des *Nauplius* phototropiques négatifs sont mis à l'ombre pendant quelques minutes, et exposés ensuite brusquement à la lumière, ils se montrent d'abord phototropiques positifs, puis redeviennent phototropiques négatifs ;

b) *Température.* — Par exemple, à 16-18°, des swarm-spores d'*Hæmatococcus* sont phototropiques positifs ; à 40°, phototropiques négatifs. La diminution anormale de température amène un renversement de réponse normale, l'élévation de température près du maximum accélère la réponse normale ;

c) *Concentration du milieu.* — Davenport rappelle les expériences de Loeb.

En conclusion, il y a pour chaque organisme phototropique trois degrés d'intensité lumineuse : à l'intensité optimum répond le Phototropisme positif ; au-dessous aucune réponse ; au-dessus réponse négative.

Effets différents produits par les différentes zones du spectre. — Sur cette question, Davenport ne fait que confirmer les résultats de Loeb.

Distinction entre Phototropisme et Photopathie. — Cette distinction, dit ce naturaliste, est justifiée.

Les expériences de Loeb confirment l'existence du Phototropisme. La confirment aussi les expériences de Strasburger, reprises par Davenport et Cannon (76). Des spores de *Botrydium* et *Bryopsis* sont placées dans un bassin qui ne reçoit la lumière qu'à travers un prisme creux [illegible] placé de telle façon qu'il intercepte complètement les rayons lumineux. Ce prisme, aminci à l'une de ses extrémités, est élargi à l'autre, d'où il suit que la lumière arrive sur les organismes en gradation parfaite d'intensité. Les spores ne se groupent pas au point plus clair, mais à la partie épaisse du prisme laquelle est la plus voisine de la source lumineuse, donc en direction des rayons. Ceci prouve le Phototropisme.

Mais y a-t-il des cas de Photopathie ?

Lubbock (190) et Graber (113), ont successivement montré que des animaux, tels que les *Daphnies*, cherchent une certaine intensité lumineuse de préférence à d'autres.

Oltmanns (231) obtient des résultats semblables avec des *Volvox*. Il les place dans un bassin qu'un écran vertical sépare de la source lumineuse. Cet écran est formé de deux plaques de verre faisant entre elles un angle de 2°, remplies par de la gélatine noircie. Le bassin est en bois et cet écran forme une de ses parois. Quand le soleil passe à travers l'écran, les animaux se rassemblent en deux groupes : les parthénogénétiques, du côté le plus clair, les femelles et avec les œufs fertilisés, du côté le plus sombre. Quand l'intensité lumineuse est modifiée, les organismes changent de place.

Donc certains organismes au moins recherchent une certaine intensité lumineuse : sont photopathiques.

Davenport conclut en observant que les mêmes animaux peuvent être à la fois phototropiques et photopathiques : ils répondent à la lumière en direction des rayons et à une intensité déterminée avec laquelle ils sont accordés.

Mécanisme de la réponse a la lumière. — Davenport dit : Il est certain que l'énergie lumineuse produit sur tout protoplasme un effet profond.

Y a-t-il dans les organismes un protoplasme différencié pour la réception des rayons dont l'effet se traduise par une décharge locomotrice ? L'*Amibe* répond et ne paraît pas avoir de protoplasme différencié. Chez *Euglena* cependant, Engelmann (**94**) a trouvé que lorsqu'une bande sombre tombe sur le corps de l'animal nageant, il n'y a aucune réaction aussi longtemps que l'aire claire de la base du flagellum n'est pas touchée par elle. Aussitôt que cette zone est obscurcie, il y a une réaction marquée. Chez les groupes élevés en organisation, le protoplasme différencié en vue de la réception de la lumière est la rétine. Il y a pourtant des Métazoaires sans yeux qui contiennent évidemment des substances « light perceiving ». Exemple : les *Vers de terre*, *Pholas Dactylus*, une moule, qui se contracte à la moindre variation de lumière, des huîtres qui, dans les mêmes circonstances, ferment leurs valves, etc...

L'effet visible de la lumière sur les organismes diffère selon leur forme. Chez les animaux allongés différenciés antéro-postérieurement, la réponse est une orientation de l'axe de l'organisme en direction des rayons, la tête dirigée, suivant les cas, vers la source de lumière ou à son opposé. L'orientation est d'autant plus précise et la conservation de la position d'autant plus sûre que la lumière est plus proche de l'optimum ou du maximum d'intensité. Si deux rayons de différentes intensités, faisant un angle l'un avec l'autre, tombent sur l'animal, celui-ci se meut dans la direction du rayon le plus intense.

Chez *Amibe* qui n'a pas d'axe différencié, l'effet du rayon lumineux est de déterminer la position du courant centrifuge par lequel naît un pseudopode du côté opposé à la lumière : ce courant persévère tant que les conditions ne changent pas, d'où locomotion en ligne droite dans le sens des rayons. La lumière ne détermine pas seulement la direction de l'axe, mais la position de l'extrémité tête. Ce dernier phénomène dépend de l'accordement de l'organisme. Agissant sur une masse protoplasmique hautement accordée, la lumière cause une orientation dans un sens négatif, sur un protoplasme faiblement accordé, dans un sens positif.

La lumière a-t-elle un autre effet que l'orientation du corps ?

Question discutée. Strasburger, Lœb, Davenport et Cannon, reconnaissent que la migration d'un point à un autre est plus rapide dans une lumière forte que dans une faible, et l'expliquent en disant que l'orientation est plus précise dans la forte lumière.

Comment la lumière oriente-t-elle l'Organisme ? — Voyons comment elle agit sur les *Vers de terre :*

Soit un Ver. Supposons qu'il est allongé horizontalement et que la lumière tombe sur lui perpendiculairement à son grand axe, l'éclairant du seul côté droit. Puisque son protoplasme des deux côtés est accordé à une égale quantité lumineuse, le côté le moins illuminé (le gauche) est plus près de l'intensité optima. Le côté illuminé a donc ses muscles relâchés, tandis que le côté éclairé les a capables d'une contraction normale. Donc l'organisme se courbera vers le côté sombre, la réponse commençant par la tête, partie la plus sensible de l'organisme. L'animal tournera jusqu'à ce que ses deux côtés soient également éclairés, c'est-à-dire jusqu'à se trouver dans la ligne des rayons, et alors, les muscles des deux côtés agissant semblablement, l'animal progressera en ligne droite.

Cette explication valable pour le cas de Phototropisme négatif, vaut pour le Phototropisme positif, mais seulement dans les cas d'organismes allongés. Le cas de l'*Amibe* est tout à fait différent. Chez ce protozoaire, il y a sans doute modification du protoplasme par la lumière exerçant une action centrifuge sur le courant protoplasmique.

Dans les cas de Photopathie, une lumière accrue causerait un mouvement en avant, une lumière décrue, un mouvement en arrière, ou vice versa.

En resumé. — La lumière agit directement sur les animaux, ou bien par différence d'intensité sur les deux côtés de l'organisme, ou bien par le passage des rayons à travers l'organisme.

Le changement d'intensité produit une irritation dans l'organisme qui donne à penser que la différence d'intensité lumineuse peut aussi déterminer la position de l'animal.

En conclusion définitive Davenport dit : « La réponse à la lumière est le résultat de changements chimiques dans le protoplasme opérés par la lumière ».

Effets de la lumière sur la direction de croissance. — Davenport étudie, d'ailleurs brièvement, cette question dans un travail publié en 1899 (**75**).

Les formes animales fixées sont, bien entendu, seules en cause.

*a)* Chez les *Serpulides*, il ne fait que citer les expériences de Lœb ;

*b)* Chez les *Hydroïdes*.

Expériences sur *Sertularella polyzonias*.

Sur une tige cultivée en aquarium, on trouve souvent un stolon (stolon primaire) croissant en s'éloignant de la tige de façon à prolon-

ger l'axe de celle-ci. Il montre du Phototropisme négatif. De la convexité de ce stolon en naît un second qui est phototropique positif jusqu'à ce que bourgeonne un troisième stolon, après quoi il devient phototropique négatif. Il y a là un cas curieux d'alternance phototropique.

Les rayons effectifs du spectre qui agissent sur le Phototropisme animal n'ont pas été déterminés : il est probable que, comme chez les plantes, ce sont les plus réfrangibles.

La région sensible chez les *Hydroïdes* est la région de croissance : le stolon bien formé ne répond plus. La région de perception est encore inconnue.

Au point de vue de l'acclimatation à la lumière, « nous pouvons conclure que la constante sujétion à la lumière diminue la sensibilité à la lumière ».

*Mécanisme de ce Phototropisme.* — Il est clair que la courbure phototropique est le résultat d'une croissance inégale sur les deux côtés d'un organe cylindrique. Le Phototropisme positif est dû à une diminution relative de croissance sur le côté éclairé et le Phototropisme négatif, à un accroissement de croissance sur le côté non éclairé. Ces variations de croissance sont dues sans doute à des variations de turgescence. Quand il n'y a qu'une seule cellule, la courbure est difficile à expliquer de la même façon à moins que l'on admette avec quelques auteurs que la paroi cellulaire devient très extensible du côté non éclairé, ou rigide du côté éclairé. On peut croire aussi que ces différences de rigidité ont lieu non sur la membrane cellulaire mais dans le protoplasme voisin. Comme, en fait, la membrane cellulaire n'est que du protoplasme modifié, Davenport admet les deux explications et déclare que la courbure d'un organe unicellulaire est probablement due à l'extensibilité accrue par imbibition d'eau d'un côté et diminuée de l'autre d'une façon correspondante.

En Résumé. — Il y a deux Théories des Tropismes : la théorie de Lœb, amplifiée par Bohn, et la théorie de Jennings.

Lœb imagine une *action impérative de stimuli externes* réglementant mathématiquement le comportement des animaux par le jeu de leurs muscles symétriques. Cette action n'est pas de signe constant : tantôt elle attire et tantôt elle repousse. Les conditions qui la font varier, s'exerçant sur le milieu interne de l'animal, répondent exactement à ce que Bohn nomme les *états physiologiques* des animaux.

Bohn amplifie ces vues. Il sent ce que la doctrine-type des Tropismes a d'insuffisant pour expliquer toutes les modalités du comportement animal. L'*état physiologique* prend, dans ses œuvres,

une importance considérable, et il attribue une importance aussi grande à la *sensibilité différentielle*, remarquée par Lœb, mais laissée par lui dans l'à-côté de la Théorie. Bohn s'efforce d'établir que cette sensibilité de l'animal aux changements brusques de conditions de milieu modifie la trajectoire des animaux et tend à les déterminer à une volte-face.

Davenport émet l'opinion d'un *accordement* de l'animal à son milieu, sorte d'équilibre où il se place vis-à-vis du stimulus lumineux chimique, galvanique, etc... La Photopathie de certains animaux, prise non point au sens d'une sensibilité aux variations brusques de stimulus, mais comme recherche d'une certaine intensité de préférence à d'autres, lui est un argument de valeur.

Jennings croit, lui aussi, à cette faculté de régulation des animaux, consistant, de leur part, à produire des changements de comportement correspondant aux changements de milieux. Tandis que l'Ecole de Lœb pose en principe la *loi d'inertie* à laquelle les êtres vivants comme les êtres bruts seraient sujets, Jennings, croit à une *loi d'intérêt*, capable d'influencer les attitudes animales. Il déclare ignorer si l'animal sent, c'est-à-dire s'il souffre ou jouit, mais il sait que l'animal, de structure dynamique, siège perpétuel de processus vitaux compliqués, a besoin de certaines conditions physico-chimiques pour vivre, que donc il recherche ces conditions, et que, pour ce faire, il procède par *essais* successifs d'attitudes en *sélectant* celles qui lui sont utiles et nécessaires parmi la foule des possibles dont la plupart seraient erronées. Ses essais, il ne peut les faire que dans la limite de ses moyens, c'est-à-dire de sa structure. Et l'accoutumance les rend de plus en plus précis à obtenir les résultats poursuivis.

En définitive, et quoiqu'il dise, Jennings n'est pas un mécaniste physico-chimique, puisqu'il y a place, selon lui, dans le comportement des animaux, entre le stimulus externe et la réaction qu'il détermine sur le sujet, à une action, d'ailleurs imprécisée par l'auteur, de l'individualité animale faite de caractères personnels plus ou moins modifiés par l'habitude et peut-être de caractères ancestraux, pour tout dire à l'action de quelque chose qui n'est pas l'intelligence mais qui ressemble à une intelligence primitive. Suggestion que Jennings admet d'autant plus volontiers qu'il incline à penser que l'intelligence humaine n'est qu'une forme perfectionnée de régulation par essai et erreur.

# DEUXIÈME PARTIE

# LES EXPÉRIMENTATEURS

Sous ce titre, nous nous proposons de passer en revue les principaux travaux des Naturalistes qui, admettant sans plus, la théorie lœbienne ou sa formule hétérodoxe jenningsienne, ont étudié les Tropismes dans le règne animal ; ceux qui, tout en discutant les résultats de leurs expériences, n'ont jamais mis en doute l'existence même des Tropismes animaux.

Nous n'avons pas la prétention d'épuiser la question : nous désirons seulement donner un aperçu aussi clair que possible des expériences réalisées et des conclusions formulées. Une liste chronologique de ces nombreux travaux, fut-elle accompagnée d'une analyse sommaire de chacun d'eux, menacerait de devenir fastidieuse par dispersion de l'attention sur des sujets si divers. Il nous a paru plus avantageux de les grouper sous le nom de chaque Tropisme.

On constatera que, de tous les animaux, les Protozoaires furent l'objet de plus de recherches. Ils tentent les expérimentateurs et, dans une question comme celle-ci, la simplicité (au moins apparente) de leur constitution, la rapidité de leurs réactions aux excitants et la netteté probable de ces réactions, et aussi la facilité de se les procurer en grand nombre sont de nature à séduire les Naturalistes qui ont le désir de pénétrer plus avant les arcanes de la Biologie animale en se livrant à des expériences d'où toute cause d'erreur soit écartée et qui s'annoncent comme devant être très nombreuses.

Et ce sont peut-être des raisons de cet ordre qui poussèrent les chercheurs à étudier le plus anciennement le Galvanotropisme qui n'est pourtant qu'un « tropisme de laboratoire » (Lœb), précisément parce que c'est au laboratoire que les expériences ont le plus de chances d'être exactes, surtout exercées sur les effets d'une force impérative par nature et qui a l'avantage de posséder un pôle positif et un pôle négatif bien déterminés. On ne s'expliquerait pas autrement le choix d'un stimulus qui ne rencontre pour ainsi dire jamais dans l'existence normale des animaux et dont les effets, il faut bien le reconnaître, ont les caractères d'un traumatisme, comme l'observait Kühne (**161**) dès 1864, quand il constatait la désintégration d'*Actinosphærium* sous un courant électrique d'intensité croissante.

## § I. — GALVANOTROPISME

1. Chez les Protozoaires. — Bien avant qu'on ne parlât des Tropismes, des Naturalistes avaient observé des phénomènes se rapportant au Galvanotropisme. Kühne (**161**) avait remarqué la contraction d'*Actinosphærium* sous un courant électrique d'intensité constante et, en cas d'accroissement d'intensité de ce courant, sa désintégration. Il vit également l'accoutumance des *Myxomycètes* à un tel courant.

Engelmann (**92**) fit, un peu plus tard, des constatations analogues au sujet d'*Amœba* qui, soumise à ces courants intermittents, rétracte ses pseudopodes et se met en boule. Golubew (**112**) retrouva le même phénomène chez les *Leucocytes*.

Verworn (**304**) étudia la question de l'excitabilité des Protozoaires par l'électricité avec un grand soin. Il observa que le flagellum de *Paranema* subit, sous une décharge électrique, une torsion violente, mais qu'*Actinosphærium* et *Amœba* sous un courant constant, après avoir rétracté d'abord leurs pseudopodes, ne tardent pas à les étendre à nouveau. Il se demanda si c'était la fermeture ou la rupture du courant qui agit comme stimulus, et constata que, chez *Pelomyxa*, c'est la rupture (**302**). Il chercha quel pouvait être le point précis de l'organisme où la réponse électrique apparaît d'abord. Chez *Pelomyxa*, sous un courant constant, à la fermeture, c'est le pôle anodal qui se contracte ; à la rupture, c'est le pôle cathodal. Chez d'autres Protozoaires *(Polystomella crispa, Actinosphærium)* l'excitation est anodale à la fermeture du courant et aucune réaction ne se manifeste à la rupture, à moins que le courant ne soit très intense, auquel cas tout l'organisme se contracte à la fermeture, le pôle anodal le demeurant seul à la rupture.

Il constata l'existence du Galvanotropisme (positif ou négatif) proprement dit, chez de nombreuses espèces d'*Infusoires ciliés*.

Ludloff (**191**) observa uniquement des *Paramécies* sous des courants d'intensité diverses. Selon cet auteur, la réaction de l'animal est d'autant plus précise que le courant est plus intense. A une intensité moyenne, l'axe de l'organisme se place dans la direction du courant, le pôle oral tourné vers la cathode. Avec de forts courants, il y a diminution dans le degré de locomotion.

C'est alors que se pose aux chercheurs une question qui les divisera longuement : Le courant électrique agit-il sur les animaux — en l'espèce, les Protozoaires — mécaniquement ou chimiquement? En d'autres termes, le Galvanotropisme est-il un Tropisme spécial ou seulement une variété de Chimiotropisme ? C'est qu'en effet, le courant électrique décompose l'électrolyte : il se forme, au voisinage des électrodes des produits chimiques diffusibles qui peut-être ont une part d'influence, sinon toute, dans le stimulus tropique. Mouton (**225**) opine qu'il s'agit d'un stimulus purement mécanique. Sur des *Paramécies*, il est parvenu à empêcher l'action des lignes de force du courant et a constaté que dès lors ces animaux ne s'orientent plus. Donc c'est bien le courant comme tel qui les stimule quand ils s'orientent et non les produits chimiques résultant de l'électrolyse. Il fait pourtant une réserve en ce qui concerne les *Colpodes*, refoulés de la cathode par la présence de ces produits. Pour Dale (**72**), au contraire, le Galvanotropisme n'est qu'une forme du Chimiotropisme. Il a étudié le comportement des *Infusoires ciliés* dans une solution de NaCl à 6 %. Or, il a trouvé que, pour certaines espèces, le Galvanotropisme change de signe suivant que la solution est neutre, alcalinisée ou acidifiée. Au-dessous d'une certaine acidité, ces animaux se portent vers l'anode; au-dessus, vers la cathode. Pour d'autres espèces, la réaction est inverse. Mais chaque variation est accompagnée d'une variation équivalente du Chimiotropisme des *Infusoires*. Dans les mêmes solutions l'animal galvanatropique positif est attiré par l'acide, l'animal galvanotropique négatif est attiré par la soude. Le parallélisme des réactions semble concluant à Dale.

Wallengren (**307**) opérant sur un Holotriche, *Opalina ranarum*, attribue l'orientation de l'animal à l'action du courant sur les cils, et, contrairement à Verworn qui prétendait que le Galvanotropisme positif est déterminé par une contraction produite par la cathode et le Galvanotropisme négatif par une contraction produite par l'anode, il affirme qu'il n'est pas nécsssaire d'admettre des actions polaires différentes dans le Galvanotropisme anodique et cathodique. C'est une même excitation que le courant produit dans les deux cas, une même

traction de la part de la matière vivante. Seulement, si les cils agissent par leur expansion, l'animalcule est obligé d'aller vers l'anode, s'ils agissent par leur contraction, il se porte vers la cathode. Il s'agit donc, selon W. Engelmann, d'un Tropisme spécial, d'action purement mécanique. Dans un autre mémoire [305], le même auteur constate que son interprétation est justifiée aussi par le Galvanotropisme de *Spirochæna ambigua*, lequel se place en perpendiculaire sur la direction du courant (Galvanotropisme transversal).

Cette attitude est due encore à l'action du courant sur les cils de l'animal.

Statkewitsch [9] observa que, chez les Paramécies, quand il n'y a pas de stimulation, les cils sont au repos ou battent vers l'arrière; quand il y a stimulation, ils battent vers l'avant. La position renversée se produit à la fermeture du courant, et seulement du côté cathodique, tandis que, pendant ce temps, les cils sont au repos au côté anodique.

Statkewitsch [289] étudie le Galvanotropisme des Infusoires cités dans un milieu macro-colloïdal qui permet un ralentissement à volonté des cils de l'animal. Il constate que le courant détermine des mouvements de flexion des cils d'avant en arrière. Toutefois, les cils cathodiques antérieurs sont animés de mouvements d'extension qui inhibent les mouvements de flexion. Il est à remarquer que le Galvanotropisme l'emporte sur tout autre stimulus chimique ou mécanique.

Carey et Sasaki [61] croient que le Galvanotropisme animal ne se réduit, ni en effet purement mécanique, ni en Chimiotropisme. Ce, dans le premier cas, il agirait sur les animaux morts comme sur les animaux vivants, ce qui n'est pas; dans le second, l'orientation ne serait pas expliquée et il y aurait nécessité d'une force électromotrice assez forte pour donner la polarisation, force électromotrice qui, en pratique, ne s'impose pas. Ces auteurs pensent qu'il faut plutôt considérer l'animal comme chargé d'électricité positive ou négative en raison de l'inégale diffusibilité, à travers la membrane, des anions et des cations du protoplasme. Dans l'eau pure, le protoplasme émet des anions, d'où il conserve un excès de cations, et par conséquent se charge positivement et est attiré par la cathode. Dans une solution saline plus concentrée que le liquide cellulaire, il y a absorption d'anions, d'où excès d'anions dans le protoplasme qui, chargé négativement, est attiré par l'anode. Le Galvanotropisme est donc un pur phénomène électrique.

Statkewitsch [10] soutient que cette opinion n'est pas vérifiée par l'expérience. Elle est en effet basée sur la pression osmotique du

milieu. Or, des solutions isotoniques de NaCl et CaCl² ont des effets inverses sur l'orientation de l'organisme. Il estime que le sens du Galvanotropisme dépend uniquement de la nature chimique des électrolytes. Ce qui l'amène à distinguer un Galvanotropisme anodal et un Galvanotropisme cathodal. Il y a même une sorte de Galvanotropisme oblique qui se produit dans des solutions peu concentrées.

Strasburger (290) reprend la question. Selon lui, chez les *Infusoires ciliés*, le caractère des réactions galvanotropiques ne dépend pas de la concentration saline du milieu, car le phénomène se manifeste de même façon dans l'eau douce et dans l'eau salée, chez les *Infusoires d'eau douce* et chez les *Infusoires marins*. La seule différence est le degré de la réaction qui nécessite un courant électrique plus fort quand l'eau est salée que quand elle est douce, l'excitabilité de l'animal au Galvanotropisme étant d'autant moins considérable que la solution saline est plus concentrée. L'orientation résulte d'une excitation des cils et de la membrane protoplasmique. La réaction est accompagnée de modifications chimiques du protoplasme, car des animaux colorés en violet par du rouge neutre passe peu à peu au rose, puis, si le courant augmente, virent au jaune et au brun, et, si le courant est interrompu, reviennent au violet.

Mouton et Verworn (223) opèrent sur *Conium pectorale* et aboutissent aux conclusions suivantes : Les colonies de ces animaux s'orientent le pôle antérieur vers la cathode et nagent vers cet électrode. Après quelques minutes de courant constant, le Galvanotropisme disparaît. Un excès d'ions H ou OH dans le milieu renverse la réponse galvanotropique de la cathode à l'anode. Si les pôles sont changés, le renversement de la colonie n'est pas la conséquence d'un réflexe moteur comme chez les *Paramécies* : il suit immédiatement le renversement du courant et est accompli en demi-cercle par la colonie qui garde les flagella en avant. Les fragments de colonies ou les individus séparés se comportant de même, le renversement est donc dû au renversement des cellules constituantes. Les flagella de *Conium* se trouvant sur un seul côté, le renversement du courant ne peut produire un renversement de la colonie par un battement différentiel des flagella, comme chez le *Volvox*.

2. Chez les Métazoaires inférieurs. — R. Pearl (247) étudie le comportement galvanotropique de l'*Hydre*. Préalablement, il observe que, chez les *Infusoires*, le courant électrique impose aux cils des positions définies. Chez cet animaux, la réaction au courant comporte deux genres de réponses : une réponse spéciale, qui est un renversement des cils vers le pôle antérieur du corps sur le côté cathodique,

et une réponse générale qui est un réflexe moteur. Une question qui se pose est la part de ces deux facteurs dans le résultat total. Une autre : si ces deux facteurs se manifestent dans d'autres groupes que les *Protozoaires*. Il apparaît que chez *Hydra* il y a deux phases distinctes dans la réaction au courant. D'une part, le courant cause une contraction localisée du côté anodal ; d'autre part, il se manifeste dans certaines conditions une violente contraction générale de l'organisme. La contraction anodale localisée semble correspondre à la réaction spéciale localisée de l'*Infusoire*. Il semble probable que l'organisme entier n'est pas stimulé par le courant quand la réaction est de la forme spéciale localisée : il n'y a alors qu'une partie du mécanisme moteur qui soit plus ou moins affectée. Cette contraction de l'*Hydre* du côté anodal a pour résultat son orientation, le pôle oral tourné vers l'anode pourvu que l'animal soit attaché. L'animal étendu est beaucoup plus stimulé quand il a son pôle oral tourné vers l'anode que quand il va vers la cathode. Ceci montre que le point essentiel dans le processus orientant n'est pas de placer l'organisme dans une position de moindre ou nulle stimulation, mais que, au contraire, l'orientation a lieu sans rapport avec la stimulation. De plus, quand le pied de l'*Hydre* est détaché et que le pôle oral est fixé, l'organisme s'oriente sous le courant par le même processus que dans le cas précédent (contraction du côté de l'anode), mais dans ce cas, le pôle oral est dirigé vers la cathode. Donc l'orientation antécédente du corps par rapport à la source du stimulus n'est pas le fait essentiel de l'orientation galvanotropique. Il est possible que dans le phénomène d'orientation, la position des extrémités du corps de l'animal par rapport à la source du stimulus soit secondaire et que le fait primaire soit la relation de l'axe longitudinal aux lignes d'action du stimulus.

Bancroft (**8**) donne une courte note sur ses expériences sur *Medusa polyorchis penicillata Agassiz*. Il a opéré sur des Méduses entières et des fragments de Méduses et constaté que les tentacules et le manubrium sont attirés par la cathode. Quand les tentacules sont isolés et placés perpendiculairement à la ligne du courant, ils prennent la position en U, la concavité tournée vers la cathode. Si le courant est maintenu assez longtemps, la partie concave s'amincit et se recroqueville. Parker (**239**), de son côté, donne une origine chimique au renversement des cils labiaux des *Actinies* sous l'influence du courant électrique.

Nagel (**227-228-229**) a beaucoup étudié le Galvanotropisme ou plus exactement les effets du courant électrique sur les animaux. Ses recherches l'ont amené à partager à ce point de vue le règle animal en quatre groupes : animaux qui paraissent complètement insensibles au

stimulus électrique : — ceux qui sont sensibles également aux deux extrémités, cathodale et anodale ; — ceux qui sont surtout sensibles au côté anodal ; — ceux qui sont surtout sensibles au côté cathodal. Les *Mollusques* lui paraissent du type anodal, les *Arthropodes* du type cathodal, ainsi que *Pagurus striatus* représentatif du groupe des *Crustacés*.

Nagel trouve un Galvanotropisme en général négatif aux *Annélides* et aux *Mollusques*, un Galvanotropisme positif aux *Crustacés* et aux *Insectes*. Il ne s'agit, bien entendu, dans chaque groupe que de quelques représentants étudiés, donnant parfois des résultats douteux. Il est à noter en plus que les observations de Nagel demeurent un peu incertaines parce qu'il ne mesure pas l'intensité de ses courants. En ce qui concerne les *Crustacés*, Maxwell (**185**), collaborateur de Loeb, donne des conclusions conformes aux résultats de Nagel : il constate que, sous un courant ordinaire, tous les *Crustacés* vont vers l'anode. Selon lui, l'effet du courant ne consiste pas en une orientation générale de l'organisme, mais en un changement de positions des pattes en vue de faciliter l'accès de l'anode et l'éloignement de la cathode.

3. Chez les Vertébrés. — Breuer (**50**) expérimente avec *Gobio fluviatilis*. Quand le courant électrique traverse perpendiculairement la tête de ce poisson, l'animal se courbe de façon que sa tête et sa queue soient tournées vers l'anode. Or, si la moelle est détruite, cette courbure disparaît. Donc, c'est la moelle qui est stimulée par le courant, par excitation directe et non réflexe. Le poisson paralysé ou mort ne se courbe plus. Au moment de l'excitation, les nageoires pectorales sont affectées ; du côté anode, ce sont les muscles fléchisseurs qui jouent, du côté cathode, les muscles extenseurs.

Selon Hermann (**121-122**), les *Larves de grenouilles* se placent dans l'axe du courant (il n'indique pas l'intensité), la tête vers l'anode. Blasius et Schweizer (**19**) observent qu'un très faible courant affecte les *Salamandres* et les *Grenouilles*, mais sans déterminer leur direction. Avec un courant de un millionnème d'ampère par millimètre carré, les poissons portent la tête vers l'anode tandis que pour obtenir le même résultat, il faut, avec les larves de *Salamandres* un courant de deux à quatre fois plus fort. Selon les auteurs, l'orientation est dans ces types l'effet primaire du courant, la migration quand elle se produit, l'effet secondaire. Elle peut, en effet, ne pas se produire si le courant trop fort stupéfie l'animal.

Rose (**274**) constate que le *Gardon* a un galvanotropisme positif si net que si l'anode est effilée, il s'y embroche, *Gammarus* est galvanotropique négatif.

Un résumé de cette question de l'influence de l'électricité sur les animaux est donné par DAVENPORT (**74**) qui expose qu'il y a deux types de réponses à l'excitation électrique : le type *anex*, présentant une excitation du côté anodal au départ du courant, et le type *catex*, présentant une excitation du côté cathodal au départ du courant. Au type anex appartiennent les *Protozoaires*, les *Mollusques* et les *Vertébrés* faiblement stimulés. Au type catex, les *Flagellés*, *Arthropodes* et *Vertébrés*. DAVENPORT signale aussi un type intermédiaire, d'ailleurs rare, le type *catanex* (excitation égale aux deux extrémités du corps au départ du courant). A remarquer que les animaux peuvent présenter alternativement les deux types fondamentaux anex et catex, suivant l'intensité du courant électrique. Et, d'après les travaux de NAGEL qu'il a longuement étudiés, le même auteur énonce cette loi qui fixe les rapports entre l'irritabilité à l'électricité et le Galvanotropisme des animaux : les organismes à Galvanotropisme positif montrent le type catex. les organismes à Galvanotropisme négatif, le type anex. Ou, plus simplement, les organismes galvanotropiques tournent leur pôle aboral à l'électrode excitante.

## § II. — CHIMIOTROPISME

C'est surtout sur les organismes inférieurs que le Chimiotropisme a été étudié. Et l'on ne s'étonnera pas de voir les observateurs faire indifféremment des recherches en ce sens sur des Protophytes aussi bien que sur des Protozoaires.

ENGELMANN parait avoir remarqué le premier, en 1881, (**93**) l'influence des agents chimiques du milieu sur la direction de locomotion du protoplasme vivant. Il constata, en particulier que *Bacterium termo* recherche l'oxygène. Plus tard, (**96**), il réalisa l'expérience suivante : dans une goutte d'eau au centre de laquelle il plaçait une cellule d'algue, il mettait des *Bactéries* et soudait soigneusement une lamelle sur cette goutte d'eau. A la lumière, l'oxygène dégagé de la plante par la fonction chlorophyllienne diffusant dans l'eau, les *Bactéries* s'y mouvaient. L'appareil étant placé dans l'ombre, l'oxygène cessait peu à peu de se produire : les *Bactéries* cessaient de se mouvoir. Si la goutte d'eau était replacée à la lumière, les *Bactéries* se groupaient en deux régions, au centre, autour de la plante, et sur la périphérie. ENGELMANN interprétait ainsi cette attitude : au centre, les *Bactéries* sont attirées par l'oxygène dégagé ; à la périphérie, elles n'ont pas encore subi l'influence de l'oxygène qui n'est pas arrivé jusqu'à elles.

Ceci est prouvé par le fait que si la plaque de verre est reportée dans l'obscurité, le groupement central des *Bactéries* se distend.

Stange (288) fit toute une série d'observations sur le Chimiotropisme exercé par divers corps chimiques. Il nota le Chimiotropisme positif de *Zoospores* en présence de l'oxygène, celui que les phosphates, l'acide acétique et l'acide tartrique exercent sur les *Zoospores* de *Saprolegnia*, celui que les acides butyrique, lactique, citrique, tartrique, etc... exercent sur *Myxamœba*. Il constata que les *Bactéries* sont repoussées par l'alcool, que *Bacterium termo* est attiré par les sucres en solution faible, et que la glycérine n'a pas d'action sur les *Bactéries*.

Pfeffer (252) à l'époque même où Loeb commençait ses publications sur les Tropismes animaux, publiait le résultat de ses recherches sur le Chimiotropisme des *Bactéries*, *Flagellés* et *Volvocinés*. Il soumit à l'action des sels de potasse spécialement *Bodo saltans* et *Hexamitus rostratus* et leur reconnut un haut Chimiotropisme. Il constata qu'à forte concentration, ces solutions déterminent une répulsion de ces animaux comme aussi les acides, les alcalis et l'alcool. Les *Volvocinés* qu'il expérimenta lui donnèrent des résultats assez imprécis. Tous les *Ciliés* montrèrent du Chimiotropisme négatif. Dans un travail ultérieur (251) il reconnut que l'acide malique, si fréquent chez les végétaux, exerce, même en solution faible (0,05 %), une attraction sur les anthérozoïdes de fougères.

Garrey (110) trouva un Chimiotropisme puissant (qu'il nomma chimiokynèse) chez les *Flagellés* : des acides organiques et leurs sels déterminent des aggregations de ces Protozoaires. Il opérait surtout sur *Chilomonas*, comme, à la même époque Jennings avec lequel il se rencontre dans ses conclusions.

Des auteurs ont étudié le Chimiotropisme des *Bactéries pathogènes* et des *Leucocytes* dans un but médical. Metschnikoff (210) par exemple, qui soutint que les animaux neufs, les *Leucocytes* ont un Chimiotropisme négatif pour les microbes virulents, tandis que les animaux immunisés ont pour les mêmes organismes un Chimiotropisme positif. Wernicke (311) nia ce fait : selon lui, les *Leucocytes* montrent toujours de l'attraction pour les microbes, qu'il s'agisse d'un animal immunisé ou non. La force de cette attraction seule varie : elle est moins considérable chez un animal neuf que chez un animal immunisé. Il n'y a donc pas lieu de parler, conclut cet auteur, de Chimiotropisme dans le phénomène d'immunisation. Borissof (49) croit au contraire, que les *Leucocytes* présentent du Chimiotropisme, mais en raison directe de l'âge de l'animal auquel ils appartiennent : plus l'animal est jeune, plus ses *Leucocytes* sont chimiotropiques.

D'après Allee (**4**) le Chimiotropisme contrebalancerait le Rhéotropisme d'*Asellus* très net dans l'eau pure agitée d'un mouvement de rotation, supprimé par l'introduction dans cette eau de sels de Chaux ou de magnésie. Au contraire, d'autres sels tels que les sels de potasse augmentent le Rhéotropisme d'*Asellus* puis le diminuent quand ils atteignent une dose toxique.

Il faut rapprocher du Chimiotropisme franc le Cytotropisme décrit par Roux (**273**). Cet auteur a étudié le comportement de cellules isolées du stade morula ou blastula de l'embryon de la grenouille brune, *Rana fusca*. Il a constaté que ces cellules isolées les unes des autres et maintenue dans un milieu convenable, par exemple du blanc d'œuf de poule, se rapprochent les unes des autres jusqu'à se toucher. Quand elles sont arrivées à être très proches l'une de l'autre, il y a souvent une accélération dans leur mouvement. Le Cytotropisme est très différent dans les différentes cellules du même embryon, et manque complètement chez plusieurs. Il y a aussi quelquefois du Cytotropisme négatif. Roux estime qu'on peut aussi considérer comme du Cytotropisme la copulation des *Infusoires*. Le même Naturaliste a repris cette question en l'amplifiant, dans un autre travail (**272**). Du Cytotropisme, il a distingué le *cytarme* ou phénomène d'adhérence, le *cytochorisme* ou mouvement de séparation de cellules adhérentes, la *cytolistesis* ou mouvement de glissement latéral de cellules en contact. Ainsi le cytarme se manifesterait dans les épitheliums, le cytochorisme dans la migration des leucocytes.

## § III. — RHÉOTROPISME

Dewitz (**78**) constate que Roth (**276**) a observé que les *Spermatozoïdes* des animaux montrent du Rhéotropisme négatif quand ils remontent les tubes de l'ovaire à contre-courant et que Camerano (**56**) a vu que les têtards de *Rana muta* ont la queue plus longue dans les courants rapides des Alpes que dans l'eau calme des plaines, et a, d'ailleurs obtenu expérimentalement la même modification chez *Bufo vulgaris*. Il étudie lui-même le Rhéotropisme de divers animaux : les jeunes *Limnées* présentent du Rhéotropisme négatif. Pendant les moments de repos, ces animaux se placent perpendiculairement au courant dans l'eau très froide. Dans d'autres conditions, ils ne mettent que leur coquille perpendiculaire au courant, le pied et la tête demeurant à contre-courant. Ceux de ces *Mollusques* qui vivent dans des eaux stagnantes n'y ont pas de position déterminée. On remarque d'autre

part, l'influence de Rhéotropisme sur la forme et l'épaisseur de la coquille, très développée à l'avant et amincie à l'arrière, par exemple chez *Unio* d'eau courante, tandis que chez les animaux marins de même espèce, elle est d'une épaisseur uniforme. *Nephelis*, un ver, ne montre qu'accidentellement du Rhéotropisme. *Gammarus*, un crustacé, est très Rhéotropique négatif ; quand il va en arrière dans le sens du courant, il conserve la position à contre-courant. Les *Larves de Phrygane* opposent l'ouverture de leur tube au courant. D'autres animaux sont assez lents à subir la réaction rhéotropique ; d'autres se laissent entraîner par le courant, mais, dans la position de repos, ils prennent l'attitude de Rhéotropisme négatif, par exemple *Notonecta glauca*, ou bien, comme *Nepa cinerea*, se laissent entraîner par des courants d'eau rapides et se montrent rhéotropiques négatifs vis-à-vis des courants faibles. Dewitz a observé que les animaux rhéotropiques vivent en colonies. Il trouve du Rhéotropisme au Martin-pêcheur en plongée et signale que les Poissons ne sont rhéotropiques qu'à l'époque de la fraie.

Lyon (**192**) soutient que le Rhéotropisme des *Poissons* n'est pas produit par le courant de l'eau mais par le déplacement des points de repère. Le Poisson a une propension à se maintenir dans la même position par rapport aux objets qui se trouvent dans son champ visuel : quand ces objets se déplacent, il se déplace en même temps. Ainsi, placés dans un aquarium mobile, le Poisson se meut en sens inverse de la direction du mouvement de cet aquarium pour rester en relation visuelle avec les objets qu'il voit. Des Poissons aveugles en pleine eau, ne présentent pas de Rhéotropisme qui, chez eux, ne se manifeste que s'ils sont en contact avec le fond de l'eau : le principe est le même, rester en relation avec les objets qui affectent leur sensibilité tactile à défaut de visuelle. D'ailleurs, le Rhéotropisme, s'il explique l'orientation de ces animaux, n'explique pas leurs migrations. Jordan (**155**) discute cette opinion de Lyon par ses expériences sur *Epinephelus striatus Bloch*. Il maintient, comme Lœb, que les excitations optiques rhéotropiques sont subordonnées aux impressions tactiles. La preuve en est que si l'on cocaïnise les lèvres de l'animal, point particulièrement rhéotropique, le Rhéotropique disparaît avec la sensibilité tactile. Le même auteur a d'ailleurs observé l'*Epinephelus* dans un bac où passait un courant d'eau. Il a constaté le Rhéotropisme négatif du plus grand nombre d'individus. Quelques-uns se trouvent en dehors du courant, mais assez souvent parallèlement à lui. S'ils engagent la tête dans le courant, aucun effet d'orientation ne se fait sentir jusqu'à ce que la queue elle-même soit prise par le courant.

Levenson-Lipschitz (166) expérimente sur des *Infusoires* et des *Flagellés* sous des courants d'une vitesse de 50 à 1.000 millièmes de m/m par seconde. Il constate l'influence du courant sur leur natation qu'il oriente vers l'amont. Les anesthesiques affaiblissent ce Rhéotropisme. Tous les animaux ne présentent pas une égale sensibilité rhéotropique. Les *Hypotriches* n'en marquent que peu : si toutefois le courant les entraîne, ils restent orientés, le pôle oral à contre-courant.

De plus, les animaux n'offrent pas un Rhéotropisme de valeur constante, ni pour l'espèce, ni pour l'individu. Il y a des individus originaux, ou qui se laissent entraîner par le courant, ou qui le descendent de leur propre mouvement.

Steinmann (291) affirme que le Rhéotropisme est dû non à des excitations optiques ou tactiles de l'animal, mais à l'action du seul courant, car c'est surtout aux environs des sources où le courant est très net que l'on trouve des accumulations d'animaux rhéotropiques, tels que *Planaires* ou *Hydroacariens*.

Polimanti (259) observe le Rhéotropisme des têtards de *Crapauds* et de *Grenouilles*. Ces têtards se meuvent dans toutes les directions quand ils se trouvent dans les eaux stagnantes, mais s'il y a du courant, ils s'orientent contre lui en maintenant toujours leur face ventrale posée à terre. Et, comme ce Rhéotropisme disparaît dès le début de la métamorphose, Polimanti voit une raison utilitaire au comportement rhéotropique. Quand les têtards ont peu de facilité à se mouvoir, ils ont intérêt à guetter leurs proies en se plaçant contre le courant qui les leur amène. Dès qu'ils sont en état de chasser avantageusement, cette attitude disparaît.

Allee (5) trouve une relation entre le Rhéotropisme d'*Asellus communis* et le milieu où se trouve cet animal. Dans l'eau pure, ce Rhéotropisme est plus accentué que dans l'eau stagnante. Allee ne croit pas que la salinité soit la cause de cette variation de comportement, à cause de la faible teneur en sels de chaux et de magnésie des étangs. Il suppose qu'elle provient d'une différence de tension d'oxygène et d'acide carbonique : la tension de l'oxygène est plus forte, en effet, et la tension de l'acide carbonique est plus faible dans l'eau courante que dans l'eau stagnante.

H. Jordan (154) a pu déterminer par le moyen de courants locaux, la sensibilité rhéotropique des différentes parties du corps de *Epinephelus striatus Bloch*. Les lèvres de l'animal sont la partie la plus sensible, puis viennent les nageoires caudales, la nageoire dorsale, la joue, le côté. Et il montre la relation de la sensibilité tactile avec le Rhéotropisme, puisque la suppression de celle-là par anesthésie locale

entraîne la suppression de celui-ci (expérience exposée dans un autre travail cité plus haut).

## § IV. — PHOTOTROPISME

### Protozoaires

Schæffer (**279**) a étudié l'effet de la lumière sur l'acte de nutrition des *Amibes*. Selon lui, et contre l'opinion commune, *Amoeba* est phototropique positive, encore qu'elle ne réagisse plus une fois qu'elle se trouve dans une aire lumineuse. En fait, toutes les lumières et spécialement le rouge, l'attirent non par leur intensité, mais par les changements d'intensité, et l'obscurité provoque une réaction négative. Sous l'action des deux stimuli lumière et nourriture, c'est d'ordinaire l'attraction de la nourriture qui l'emporte, excepté dans le cas d'obscurité où l'animal fuit l'obscurité sans souci de la nourriture. L'auteur ne s'explique pas ce caractère actif d'un facteur qui est en somme une absence de stimulus.

Holmes (**127**) constate que les *Volvox* sont phototropiques positifs jusqu'à un certain degré d'éclairement au-delà auquel ils deviennent phototropiques négatifs. Renversement inexpliqué, dit-il. Nous savons seulement que lorsqu'une colonie de *Volvox* change sa direction, c'est parce que les flagella des deux tiers de l'organisme battent inégalement. On serait tenté d'attribuer le Phototropisme de *Volvox* à une action de la lumière sur les flagella, mais qu'on veuille bien observer que si la lumière accélère le mouvement de ces organes qu'elle éclaire, la colonie subira, de ce fait, un changement de direction à *l'opposé* de la lumière, d'où cette accélération peut tout au plus expliquer une réaction négative. En ce qui concerne l'orientation de *Volvox*, l'auteur émet l'hypothèse suivante : les stigmates de *Volvox* sont tous placés dans les cellules de la partie antérieure de la colonie. Il est possible que ces stigmates soient des taches oculaires. Dans ces conditions, il est également possible que les cellules antérieures s'orientent de façon à placer leur grand axe parallèlement aux rayons, étant, on peut le supposer, très sensibles aux rayons qui les frappent directement. La direction serait donnée par la recherche de l'équilibre lumineux des cellules se trouvant des deux côtés opposés de la colonie. La colonie se comporterait ici exactement comme l'animal à symétrie bilatérale qui tend à obtenir un éclairement égal de deux points

symétriques du corps. Tout ceci, l'auteur le reconnaît, reste très douteux.

Le Phototropisme de l'*Euglène* a été étudié par Jennings. Bancroft (**11**), reprenant ces expériences, ne croit pas pouvoir partager les conclusions de ce maître. Selon la théorie jenningsienne, dit-il en substance, le Phototoprisme positif est conditionné par des réactions motrices correspondant à un obscurcissement soudain et le Phototropisme négatif par des réactions motrices consécutives à une illuuination soudaine. Or, lui Bancroft a trouvé qu'il n'y a pas une relation nécessaire entre le signe du Phototropisme et le caractère des réactions motrices : un soudain obscurcissement peut produire du Phototropisme négatif, une soudaine illumination du Phototropisme positif. De plus, il y a des *Euglènes* non phototropiques qui ont des réactions motrices aux changements d'illumination, et des *Euglènes* phototropiques qui n'en ont pas. Le sens de la réaction dépend de l'état physiologique, par exemple l'état de fatigue ou de repos. L'orientation peut d'ailleurs s'effectuer sans réaction motrice dans des circonstances capables d'en produire, ce qui montre l'indépendance de l'orientation phototropique et des réactions motrices. Dans une faible lumière qui produit un bon Phototropisme et des réactions motrices, le temps requis par une illumination soudaine pour produire les réactions motrices est trois fois plus considérable que le temps requis pour la révolution de l'organisme autour de son grand axe. D'où il est impossible qu'une orientation phototropique soit produite par une série de réactions motrices.

Jennings estime que si l'*Euglène* demeure orientée, c'est parce qu'elle n'a plus de raison de changer de direction. Pourtant si la lumière est supprimée, l'orientation disparaît après peu de secondes.

En conclusion, Bancroft juge que le mécanisme qui produit l'orientation phototropique de l'*Euglène* est différent de celui qui produit ses réactions motrices, — que la méthode d'Essai et Erreur ne s'applique pas, — et que l'orientation de l'Euglène est directe. Ce n'est pas le changement d'intensité lumineuse qui agit comme stimulus de l'orientation phototropique de cet animal, mais l'action continuelle de la lumière, car l'action continuelle de la lumière peut causer un élargissement de la spirale de l'*Euglène* et est nécessaire pour maintenir l'orientation de cet organisme.

Oltmans (**232**) de son côté, constate que l'*Euglène*, phototropique positive, fuit cependant avec une sorte d'affolement devant une lumière trop vive : elle aime la lumière modérée « accordée avec elle », dirait Davenport. Toute région lumineuse, hormis le jaune-rouge, lui convient. Buder (**54**) trouve que chez des espèces d'*Euglènes*,

il y a du Phototropisme positif et chez d'autres du Phototropisme négatif. Sous des faisceaux lumineux divergents ou convergents, les animaux à Phototropisme positif s'approchent, les animaux à Phototropisme négatif s'éloignent.

Ses observations sont très intéressantes en ce sens qu'elles donnent une confirmation à la théorie loebienne de l'orientation mathémathique des animaux sous l'action d'un stimulus tropique. Il remarque, en effet, que si deux faisceaux lumineux égaux en intensité forment un angle droit, l'organisme adopte la direction de la bissectrice de cet angle ; si deux faisceaux lumineux inégaux d'intensité forment un angle, les *Euglènes* suivent la diagonale du parallélogramme des forces ; s'il y a deux faisceaux d'inégale intensité de direction opposée, les animaux à Phototropisme positif vont vers le plus lumineux, les animaux à Phototropisme négatif s'en éloignent.

Les travaux de MAST, disciple de JENNINGS, présentent une importance particulière.

MAST a étudié des animaux inférieurs surtout des *Flagellés*.

Il s'est construit spécialement pour l'étude de *Stentor*, un appareil assez compliqué dont la supériorité consiste, à son avis, en ce qu'il évite l'emploi des prismes à encre de Chine utilisés par YERKES pour la diminution progressive de l'intensité lumineuse. Ces prismes, à cause de la suspension des particules solides dans l'eau, manquent selon lui, de souplesse, pour déterminer cette diminution d'intensité lumineuse.

Ses observations ont porté sur :

1. — STENTOR CŒRULEUS (**198**). — 1° Libres : *Stentor cœruleus* est phototropique négatif. Il s'oriente par tâtonnements qui l'amènent à placer son extrémité antérieure loin de la source lumineuse. Cette réaction est produite par une intensité soudaine de lumière. Il n'y a pas de rapport entre la direction des rayons et celle du mouvement de l'animal au moment de l'accroissement d'intensité. Si l'intensité d'une source lumineuse pour laquelle il est orienté est accrue, *Stentor* répond par une réaction motrice et s'oriente à nouveau par tâtonnements. Son extrémité antérieure est la plus sensible à la lumière. *Stentor* a de l'individualité phototropique : le seuil d'excitation varie d'un individu à un autre, et, dans le même individu, selon les conditions. Orienté, il le demeure tant que l'intensité lumineuse n'est pas trop forte ;

2° Fixés : *Stentor* libre se fixe assez souvent à des objets solides flottants. Fixé, il répond à l'accroissement d'intensité lumineuse en

se contractant et se balançant autour de son point d'attache. Il n'y a aucune relation entre ces mouvements et la direction des rayons lumineux. *Stentor* fixe ne s'oriente pas. Les variations dans le seuil d'excitation sont plus considérables chez *Stentor* fixe que chez *Stentor* libre. Elles sont parfois énormes : de 1, 2 bougie-m. à 4.000.

Mast conclue que les théories de Lœb ne trouvent pas leur application chez *Stentor*.

2. Volvox (**199**). — *Volvox* porte une tache oculaire à la base du flagellum (stigmate). La colonie se déplace en masse, les zoïdes qui la composent n'ayant pas leur liberté de mouvements personnels puisqu'ils sont en contact les uns avec les autres par le moyen de la sécrétion gélatineuse qui enrobe toute la colonie.

*Volvox* est phototropique positif à lumière faible et phototropique négatif à lumière forte. L'optimum lumineux varie avec la colonie.

Des changements de sens peuvent être produits par modifications d'intensité lumineuse. Le sens dépend également de la durée d'exposition et de l'état physiologique de la colonie. Les excitants mécaniques et thermiques sont sans effet sur le sens de la réaction.

Il est à remarquer que la densité de *Volvox* est supérieure à 1 : une colonie morte ou simplement inerte tombe au fond de l'eau. D'où il suit que la pesanteur tend à donner à la colonie une direction verticale. D'autre part, la colonie tend à nager horizontalement en tournant sur elle-même. Si une colonie n'est pas fortement phototropique positive, son extrémité antérieure est tournée vers le haut. Si elle l'est, son axe tend à devenir horizontal et la pesanteur la fait descendre peu à peu.

*Volvox* ne s'oriente pas parallèlement aux rayons lumineux, mais de façon à décrire un angle avec eux. Si l'on déplace la source lumineuse, il s'oriente à nouveau selon cet angle. Il n'y a pas de réaction motrice d'ensemble, mais des réactions motrices individuelles. Si les faces opposées de la colonie sont diversement éclairées, les individus, par suite de la rotation, passent successivement de l'ombre à la lumière, et réciproquement, et les réactions motrices des individus provoquent l'orientation générale de la colonie.

3. Amibes (**200**). — Un accroissement soudain d'intensité lumineuse cause un retard ou une cessation de mouvement d'*Amœba proteus*. Si, pendant un moment après la réponse, l'intensité lumineuse demeure constante, habituellement le mouvement recommence. Si l'intensité est accrue très lentement, pas de réponse, d'où la réaction d'*Amœba* à la lumière dépend premièrement du degré dans le chan-

gement d'intensité. *Amœba proteus* est phototropique négative dans une faible lumière et s'oriente soigneusement. Cette orientation est produite par inhibition de la formation des pseudopodes sur le côté illuminé. Le bleu du prisme solaire est presque aussi efficace que la lumière blanche pour causer des réactions chez *Amœba proteus*. Le violet, le vert, le jaune et le rouge sont très peu actifs. Mais il y a des exceptions à cette règle. Il est très probable que les changements photochimiques sont associés avec les réactions à la lumière dans ces organismes.

4. Gonium pectorale (**204**). — Le stigmate chez *Gonium* consiste en une partie opaque en forme de coupe et en une partie transparente en forme de lentille. Cette dernière est entourée partiellement par la première et paraît très sensible aux changements d'intensité lumineuse produits fort probablement par les ombres portées par la partie opaque.

L'orientation des *Gonium* est directe : pas d'hésitation comme chez *Euglena*, *Stentor*, et beaucoup d'autres formes. Le mouvement d'orientation est dû à un accroissement de l'activité des flagella sur les zoïdes les plus éloignés de la source de lumière. Dans ces zoïdes, la partie hyaline des stigmates reçoit de l'ombre de la partie opaque au moment que l'activité du flagellum s'accroit. Si l'intensité lumineuse est subitement diminuée, le degré de locomotion, dans les colonies positives s'accroit soudainement. En cas de décroissance lente, ou d'accroissement lent de cette intensité, pas de réponse. Chez les colonies négatives il y a réponse à un décroissement soudain de lumière et pas de réponse à un accroissement.

L'accroissement dans l'activité des zoïdes sur un côté de la colonie durant le processus d'orientation est apparemment de même nature que l'accroissement de l'activité de toute la colonie quand l'éclairement est changé. Ceci indique que l'orientation de ces organismes dépend du temps de changement de l'énergie lumineuse sur la substance photosensible, la portion hyaline des stigmates, et non du changement absolu de l'action continuelle de la lumière.

Les faits observés semblent montrer que le processus d'orientation diffère fondamentalement dans les différents organismes, qu'il est beaucoup plus compliqué que ne le supposent certains observateurs et qu'en général il facilite les processus vitaux et tend par conséquent à perpétuer l'espèce. Quelle est la nature du stimulus orientant ? Lœb dit que ce stimulus dépend dans tous les organismes, animaux et plantes, du montant de l'énergie stimulante reçue par les tissus sensibles, selon la loi de Bunsen-Roscoe (produit de l'intensité par le

temps). Donc un chiffre donné d'énergie stimulante produit toujours les mêmes effets quelles que soient les variations des facteurs : faible intensité pour long temps ou forte intensité pour temps court.

Darwin et d'autres disent que, dans quelques cas, au moins, le stimulus orientant dépend du degré de temps de changement de l'énergie stimulante. D'où, s'il n'y a pas de changement dans l'énergie il n'y a pas de réponse, quelle que soit l'énergie reçue. C'est l'avis de Mast à propos de l'orientation de *Gonium*.

5. Couleurs spectrales et stimulation dans les organismes inférieurs (**205**). — Dans une quinzaine d'espèces étudiées (formes unicellulaires, coloniales, vers et larves de mouches) la stimulation par la lumière dépend de la longueur d'ondes, c'est-à-dire que certaines couleurs spectrales sont plus efficaces comme agents stimulants que d'autres. La région effective est beaucoup plus courte que le spectre visible. Il n'y a pas évidence que la vision de la couleur prenne place dans les formes étudiées.

La distribution dans le spectre de l'efficacité stimulante chez quelques espèces données est continuellement la même, sans relation avec les changements dans les états physiologiques ou le milieu ; et le caractère de la réponse est par exemple le même dans des individus quand ils sont négatifs ou quand ils sont positifs.

Aucune conclusion ne peut être donnée quant à la nature des processus chimiques associés avec les réponses.

Mast (**206**) a étudié la réversion dans le sens de l'orientation à la lumière dans les formes coloniales *Volvox globator* et *Pandorina morum*.

Les colonies de ces animaux adaptées à l'ombre sont habituellement positives en lumière faible et négatives en lumière forte. Les colonies adaptées à la lumière sont quelquefois positives en lumière forte et négatives en lumière faible. Si les colonies adaptées à l'ombre sont exposées à un éclairement continu, elles sont neutres pendant un temps assez court puis elles deviennent positives et passent par un maximum après lequel elles deviennent de nouveau neutres, puis elles deviennent négatives en passant par un maximum après lequel elles deviennent neutres, et finalement positives de nouveau. Après avoir atteint cet état final, elles demeurent positives quelle que soit l'intensité de la lumière, et elles sont probablement négatives en faible lumière. Le temps requis pour passer par ces divers états dépend de l'intensité lumineuse. Plus l'éclairement est fort, plus le temps est court. La réversion est cependant dépendante du temps de l'exposition aussi bien que de l'intensité de l'éclairement. Par exemple : pour

16.000 b-m, il faut 5 h. ; pour 4.000, 6 h. ; pour 1.000, 7 h. ; pour 250, 8 h. ; pour 111, 8 h. ; pour 27,7, 8 h. Mais beaucoup plus d'énergie est requise pour produire la réversion dans un fort éclairement que dans un faible. Par exemple : il faut 80.000 b-m pour un éclairement de 16.000, et 2.000 pour un éclairement de 250. Dans certaines conditions, un décroissement brusque de lumière rend momentanément positives des colonies négatives. Ce changement dans le sens de l'orientation dépend du degré de temps de changement dans l'intensité de l'éclairement. La réversion n'est pas en relations étroites avec la photosynthèse : la lumière rouge et jaune, dans laquelle la photosynthèse est relativement forte, a peu d'effet sur la réversion, tandis que le vert et le bleu pour quoi la photosynthèse est relativement faible, sont beaucoup plus effectifs que la lumière blanche. Les rayons lumineux qui ont la plus grande efficacité stimulante (vert et bleu) sont les plus puissants à produire la réversion.

L'accroissement de température incite des organismes négatifs à devenir positifs et le décroissement a un effet opposé. Sous certaines conditions, les colonies peuvent être négatives ou positives dans toutes les températures dans lesquelles elles s'orientent. Les alcalis ont peu, sinon aucun effet, sur la réversion. Les acides et quelques anesthésiques, spécialement le chloroforme, rendent très positives des colonies négatives. Mais la réversion n'est pas spécifiquement dépendante de la concentration chimique. Les colonies qui sont positives dans une solution ayant une concentration chimique donnée peuvent être négatives dans la même solution ou dans une solution moins concentrée. Le sens de l'orientation dépend de l'état physiologique des colonies aussi bien que de la constitution du milieu de culture.

Le sens de l'orientation dépend de l'âge des colonies. Les jeunes colonies sont plus portés à être négatives que les vieilles. Dans une solution donnée, les spécimens jeunes se réunissent fréquemment sur le côté du vase le plus éloigné de la lumière tandis que les vieux se groupent sur le côté opposé. La réversion de l'orientation est probablement associée avec les changements de perméabilité, l'orientation positive étant associée à un accroissement, et l'orientation négative à une diminution de perméabilité.

L'opinion de Radl (**267-268**) sur le Phototropisme des animaux inférieurs est intéressante en ce qu'il l'assimile à l'acte de la vision des animaux supérieurs.

Selon lui, il y a relation intime, chez ces derniers, entre la vision et la coordination des mouvements, la première déterminant la seconde.

Au-dessous des animaux bien doués au point de vue de la

vision, ayant des yeux mobiles, capables par conséquent d'orienter seulement leurs yeux dans le sens des rayons lumineux, il y a des animaux à yeux fixes qui sont obligés sous l'action de la lumière de se mouvoir entièrement pour s'orienter. Exemple : le *Cyclops*. Au-dessous encore, il y a ceux qui n'ont pas d'yeux, encore que leur constitution soit assez complexe, comme les *Vers de terre*. RADL observe que, pourtant le Ver de terre réagit à l'action de la lumière en plaçant son corps dans la direction des rayons lumineux.

L'auteur réalise une expérience ainsi conçue : Il prend un cylindre de 3 centimètre de diamètre qui peut tourner à la vitesse de 3,5 seconde au tour, et dans lequel il place un petit cristallisoir fixe. Dans ce cristallisoir, il met successivement des animaux variés : *coccinelle, poisson, grenouille*, et constate que tous déplacent, quand le cylindre tourne, leur corps dans le sens du mouvement, ce qui prouve qu'ils opposent une résistance réflexe au déplacement des images qu'ils perçoivent.

Pour lui, la fixation d'un point lumineux par l'homme n'est qu'un cas perfectionné de Phototropisme, et l'acte du papillon qui se jette la nuit dans une flamme est un acte d'incoordination semblable au geste du cycliste inexpérimenté qui se jette dans une voiture qui vient vers lui et qu'il fixe obstiment en voulant l'éviter.

La cause de la réaction phototropique réside, selon RADL, dans une force semblable à la gravité : c'est de la pression lumineuse.

**Hydroïdes**

PEARSE étudie *Tubularia crocea* (**249**). Les tentacules proximaux réagissent à une stimulation mécanique en se courbant vers le manubrium. Les tentacules distaux réagissent aux stimulations mécaniques et chimiques en se courbant vers ou loin de la bouche et cette réaction est accompagnée par une courbure du manubrium vers le côté stimulé.

Il semble qu'aucune partie de l'*Hydroïde* ne soit sensible à une solution très diluée de jus de viande ou d'oignon ou de toute autre substance odorante.

Les températures entre lesquelles sont produites les réactions de ces animaux sont 0° et 26° C.

Les changements brusques de la lumière à l'ombre ou réciproquement n'ont pas d'effet sur *Tubularia crocea*.

DRIESCH (**83**) étudia, dès 1890, le Phototropisme des *Hydropolypes* spécialement de *Sertularella polyzonias*. Il constate que, dans des circonstances défavorables, il se produit des stolons à la place d'individus normaux. Ces stolons marquent du Phototropisme positif, puis,

après procréation de stolons secondaires, deviennent phototropiques négatifs. Selon lui, l'effet de la lumière est seulement d'orienter la croissance et n'a aucune signification tropique. Wilson (**313**) croit reconnaître que l'*Hydre* a une tendance innée à ramper ça et là et que la lumière et d'autres facteurs, tel l'oxygène, dirigent seulement ses mouvements, indéterminés par eux-mêmes. Mais Wilson découvre à ces mouvements une raison utilitaire : dans un aquarium l'*Hydre* cherche l'oxygène et la lumière parce que les *Daphnies* dont elle fait sa nourriture les recherchent elles-mêmes. Au cas, en effet, où les *Daphnies* manquent, *Hydra viridis* rarement, mais *H. fusca* souvent, descendent vers la fange du fonds où elles trouveront des *Infusoires*. Et si *H. viridis* est plus longue à se déterminer à cette descente, c'est parce que sa chlorophylle lui permet de supporter plus longtemps la faim. On voit par cet aperçu que Wilson ne professe pas la théorie loebienne des mouvements « compulsatory ».

Une courte note de Schmid (**281**) nous apprend que l'Actinie *Ceractis aurantiaca* contracte son corps et épanouit ses tentacules à la lumière, et allonge son corps et rétracte ses tentacules à l'obscurité et quelle est très phototropique.

**Echinodermes**

Mac Curdy (**193**) étudie la sensibilité différente à la lumière des différentes parties du corps de l'*Etoile de mer*. Qu'elle ait ou non des taches pigmentaires, l'*Astérie* répond de même façon. Placée, moitié dans la lumière, moitié dans l'ombre, l'animal se déplace pour éviter la déséquilibration physiologique correspondant à la déséquilibration lumineuse. Car le métabolisme d'une *Etoile de mer* éclairée diffère de celui d'une *Etoile de mer* qui ne l'est pas, comme le prouvent les différences de teintes de ces animaux observés dans de l'eau de mer légèrement colorée au rouge-neutre. Les parties photosensitives de l'*Astérie* sont : la face supérieure, les parois latérales des bras, la face inférieure, les tubes ambulacraires et les branchies rudimentaires.

Cowles (**69**) a étudié brièvement le mouvement de l'Etoile de mer *Echinaster* à la lumière. Cet animal, selon lui, se déplace de la zone la moins éclairée, quelle que soit la direction des rayons lumineux. Le même phénomène se produit chez des individus dont on a sectionné les extrémités des rayons, mais à un degré plus faible.

**Planaires**

Lœb a démontré que les *Planaires* sont phototropiques, celles qui n'ont pas d'yeux, l'étant avec des réactions plus lentes que celles qui ont des yeux. Il opérait sur *Planaria torva*. Hesse (**124**) a fait

la même observation sur *Pl. gonocephala,* sans paraître d'ailleurs connaître les travaux de Lœb.

Parker et Burnet se proposent d'étudier plus complètement la question. L'animal qu'ils expérimentent est *Pl. gonocephala Dugès* (**242**).

Ils se servent d'un plat rectangulaire en verre contenant environ un centimètre d'eau, dans lequel ils ont placé un animal. Ce plat est posé sur une planche noire qui porte un cercle blanc de 55 m/m de diamètre divisé en quadrants gradués de 10 en 10°. On peut, de cette façon, sans déranger la *Planaire,* placer son centre sur le centre de la circonférence et l'orienter par exemple la tête vers 0°. L'appareil est porté dans une chambre noire éclairée artificiellement, la source lumineuse étant à 25 cm du plat. Entre le plat et cette source lumineuse se trouve un écran formé d'un vase en verre contenant une solution saturée d'alun qui absorbe la chaleur.

Le dispositif est tel que la lumière puisse tomber sur le plat horizontalement ou verticalement.

Parker et Burnet font en tout dix expériences dans chacune desquelles ils observent 10 animaux : trois expériences sont faites sur des animaux voyants et trois sur des aveugles (ceux-ci étant des *Planaires* aveuglées par mutilation). Les animaux sont soumis à une lumière horizontale, la tête tournée vers la source lumineuse, — puis à une lumière horizontale, la tête tournée en sens inverse de la source lumineuse, — puis à une lumière verticale, la tête tournée vers le degré 0.

Les résultats sont les suivants :

*a) Planaires voyantes.* — Les animaux orientés vers la lumière sont plus détournés de la ligne droite sous l'influence de la lumière horizontale que sous celle de la lumière verticale.

Les animaux orientés à l'opposé de la source lumineuse se rapprochent davantage de la ligne droite dans leur mouvement de progression, sous l'action de la lumière horizontale que sous celle de la lumière verticale;

*b) Planaires aveugles.* — Mêmes réactions, mais plus lentes. Ainsi, les *Planaires* voyantes se meuvent à la vitesse de 1,12-1,04 m/m par seconde, les aveugles, à celle de 0,89-0,82 m/m par seconde. (Le premier de ces deux chiffres indiquant les *Planaires* qui ont été orientées à l'opposé de la lumière; le deuxième, les *Planaires* qui ont été orientées vers elle).

Les animaux observés par Walter (**310**) sont les *Planaires* d'eau douce : *Planaria maculata Leidy, Pl. gonocephala Dugès, Phagocata gra-*

*ciliis Leidy, Dendrocœlium lacteum Œrsted* et la *Planaire* d'eau salée *Adelloura candida Giard.*

Walter étudie d'abord ce qu'il nomme leur protokinèse, c'est-à-dire l'activité de l'animal produite seulement par l'intensité lumineuse quand le facteur directif ou orientant est éliminé. Les résultats qu'il obtient sont les suivants :

Dans l'obscurité, les Planaires se meuvent mais à un moindre degré que dans la lumière diffuse quelle que soit son intensité. Ils y accomplissent plus de mouvements tournants, ils font plus de changements indéfinis dans leur marche et moins de changements définis qu'à la lumière.

Sous une lumière diffuse, *Plan. gonocephala* se meut plus vite, tourne moins, fait plus de changements définis et moins de changements indéfinis que dans l'obscurité. Le degré de locomotion, les rotations, les changements de caractère de la course, le nombre des divagations ne paraissent pas être liés avec l'intensité des variations de lumière excepté dans le cas de la plus haute intensité employée.

Une continuelle exposition à la lumière diffuse donne un décroissement dans le degré de locomotion. Le degré de locomotion est d'ailleurs moins influencé par les différences d'intensité lumineuse que certains autres facteurs internes individuels. Les *Planaires* viennent se reposer dans les régions de moindre intensité lumineuse, en lumière diffuse comme elles font en lumière directe.

En ce qui concerne les changements brusques d'intensité lumineuse, quand la lumière ou l'obscurité sont soudaines, la réponse n'est pas souvent immédiate. Aucune intensité brusque de lumière employée par l'auteur n'a été suffisante pour que l'animal changeât son mode de locomotion.

L'obscurité soudaine a plus d'effet que la lumière soudaine. Quand l'animal rencontre une aire lumineuse nettement séparée de celle où il erre, dans 125 cas sur 165, il a une modification de comportement à la limite des deux aires.

Walter étudie ensuite le Phototropisme des *Planaires*.

En lumière directe constante, les *Planaires* d'eau douce sont phototropiques négatives, *Adelloura* (eau salée) est phototropique positive. Les animaux phototropiques négatifs dévient plus de leur direction s'ils sont orientés face à la lumière, et moins s'ils sont orientés à l'opposé de la source lumineuse. Orientés en angle droit avec les rayons lumineux, ils dévient d'une façon intermédiaire. Quand la tête est tournée vers la lumière, le degré de locomotion est plus grand ; en sens inverse, il est plus petit. Si les essais sont multipliés successivement, le degré de locomotion décroît.

Les *Planaires* prennent souvent une trajectoire en apparence positive parce que l'impulsion à se mouvoir dans quelque direction est plus grande que l'impulsion phototropique. Le Phototropisme négatif peut être changé temporairement par un état physiologique qui ne peut être attribué à quelque stimulus externe. Plus l'intensité lumineuse est grande, moins les Planaires divaguent dans leur marche. Cette marche est plus précise quand elles sont orientées à l'opposé de la lumière. Fréquemment au lieu de s'écarter directement de la source lumineuse, elles s'écartent en diagonale. Le changement en intensité lumineuse est moins important que la fatigue pour déterminer le comportement de ces animaux. Quand ils sont fatigués, ils présentent souvent de l'indifférence vis-à-vis de la lumière et se reposent sans orientation. Les *Planaires* d'eau douce se reposent dans la région de moindre éclairement. *Adelloura candida*, au contraire se repose dans la région la plus illuminée.

En lumière directe changeante, les *Planaires* sont plus sensibles aux changements soudains qu'aux changements graduels : la réponse est plus prononcée quand l'intensité lumineuse est diminuée que quand elle est accrue. *Adelloura* est particulièrement sensible aux changements d'intensité lumineuse.

Le temps requis pour la réorientation après le changement de direction de la lumière par les *Planaires* diminue par répétition.

Il y a combinaison du Phototropisme avec d'autres Tropismes. Plusieurs simulis s'exercent, en effet, en même temps, sur les organismes.

*Planaria gonocephala* montre du Géotropisme négatif après plusieurs heures à l'obscurité et du Géotropisme positif après un semblable intervalle de temps à la lumière.

Elle préfère les surfaces verticales aux surfaces horizontales. Son exactitude à s'orienter à la lumière quand elle est sujette au stimulus géotropique sur une surface verticale est moindre que sur une surface horizontale où le stimulus géotropique n'agit pas.

Plus le degré de contact avec le substratum est grand, mieux la *Planaire* répond à un stimulus mécanique de choc, moins elle répond au stimulus lumineux. La position en angle (Goniotropisme) a un effet d'inhibition sur le Phototropisme.

La *Planaire* affamée ne montre aucun Phototropisme quand elle se trouve en présence de la nourriture.

Le comportement est très variable. Le degré de locomotion des mêmes individus varie jour par jour, même dans des conditions en apparence identiques.

Walter étudie les bases du comportement des *Planaires*.

Il distingue : 1° les bases morphologiques. Les *Planaires* mutilées répondent à la lumière avec moins d'exactitude que les individus normaux. Les petites se meuvent plus lentement que les grandes dans les espèces où l'appareil photosensible n'est pas limité au pôle oral. Dans ce dernier cas (*Dendrocœlium lacteum)* si l'appareil photosensible est plus grand chez les petits individus que chez les grands, les petits s'orientent avec moins d'exactitude que les grands. La *Planaire* en position de repos répond moins à la lumière que si elle est en mouvement. Le pôle antérieur est le principal photorécepteur chez certaines *Planaires* et le seul chez *Dendrocœlium* et *Adelloura candida*.

Il n'y a pas de différence dans la réponse, que la stimulation soit ventrale ou dorsale. Les *Planaires* à pigments sombres distribués sur le corps sont plus actives que les *Planaires* sans pigments, sous l'influence de la lumière. Le système nerveux central peut être stimulé directement par la lumière en raison de la transparence du corps de ces animaux.

2° Les bases physiologiques. Les états physiologiques varient. La lumière n'est pas le seul facteur qui joue un rôle dans le passage d'un état physiologique à un autre. L'absence de lumière, par exemple n'est pas suffisante pour arrêter le mouvement d'une *Planaire*. Une intensité lumineuse excessive fait passer *Planaria gonocephala* de l'état normal à un état de grande agitation. Item *Bdelloura candida*. Un changement rapide agit mieux qu'un changement graduel pour faire passer une *Planaire* d'un état à un autre. Une continuelle exposition à la lumière produit de la fatigue, du relâchement, une indifférence phototropique. Les *Planaires* conservées quelque temps dans l'obscurité passent à un état où elles répondent mieux au stimulus lumineux que celles qui sont conservées le même temps à la lumière.

3° Les bases psychologiques. L'existence d'une conscience sensible chez les *Planaires* est purement conjecturale. D'après leurs réponses, elles paraissent capables de distinguer les ombres et la lumière. Il est douteux qu'elles distinguent la forme des objets. La connaissance qu'elles ont des objets environnants (nourriture, ennemis, etc...) paraît dépendre de moyens tactiles et chimiques. Elles sont donc aussi capables d'agir à l'obscurité qu'à la lumière : il est douteux qu'elles aient une faculté de mémoire associative.

En conclusion, la direction et l'intensité sont des qualités de la lumière séparables l'une de l'autre. La direction dépend des positions relatives de la lumière et de l'organisme. L'intensité dépend de la distance entre la lumière et l'organisme aussi bien que de l'intensité initiale de la lumière. L'intensité peut agir sur des êtres vivants indépendamment ou en connection avec la direction. La direction ne peut

agir indépendamment de l'intensité lumineuse sur les organismes. La lumière directe est en somme une intensité inégalisée, la lumière diffuse, une intensité égalisée. L'intensité asymétrique de la lumière directe est due à l'obscurcissement partiel de la partie du corps la plus éloignée de la source lumineuse. De faibles changements dans la position ou la direction de la lumière peuvent causer des changements considérables dans la symétrie et le degré des effets d'ombre et donc dans l'intensité relative de la lumière sur différentes régions du corps. Pour différents degrés d'intensité symétrique, la *Planaire* répond, mais la corrélation entre son comportement et le degré d'intensité n'est pas si exact que dans le cas d'intensité symétrique. L'accroissement dans l'intensité de la lumière diffuse, l'exposition continuelle à la lumière diffuse de constante intensité et le passage de l'obscurité en lumière diffuse tendent à produire un Phototropisme semblable à celui qui se produit en lumière directe. Les *Planaires* répondent plus fréquemment quand l'intensité approche de l'optimum que lorsque l'intensité est excessive : celle-ci produit l'inhibition. Les différences relatives de réponses à des intensités variées sont dues à des différences spécifiques entre *Planaires*. L'état physiologique d'un animal et l'influence de stimuli autres que celui de la lumière sont des causes d'erreurs constantes dans l'estimation des réactions à la lumière. Ces facteurs pris ensemble jouent un rôle plus important dans le comportement des *Planaires* que le stimulus lumineux.

En résumé, l'action de la lumière sur les *Planaires* est en fonction de son intensité qui, en certaines conditions, est appuyée par la direction de la lumière.

Selon Walter, l'orientation et le Phototropisme des *Planaires* sont mieux expliqués par la théorie lœbienne des Tropismes que par la théorie d' « Essai et Erreur » de Jennings.

Tagliaferro (**293**), en étudiant les réactions de *Planaria maculata* à la lumière, se donne comme objectif d'établir les corrélations entre la fonction des yeux et l'histologie de ces organes.

L'œil de cet animal, qui en porte deux sous formes de taches à la partie antérieure du corps, se compose d'une couche extérieure de cellules accessoires sur la surface interne de laquelle se trouvent des pigments qui s'y concentrent seulement après une longue exposition de la *Planaire* à une illumination continue. Par dessous sont placés environ deux cents organes visuels consistant chacun en un rhabdome, une partie très réfringente et une fibre nerveuse.

Tagliaferro fait les observations suivantes : *Planaria maculata* est phototropique négative et s'oriente exactement au rayon lumineux

horizontal. L'orientation est en général directe ; cependant des mouvements d'essais se produisent parfois. La courbure du corps, quand la tête est détournée de la lumière dépend de l'intensité lumineuse : plus l'intensité est élevée, plus le point de courbure est placé postérieurement sans pourtant se trouver en arrière du pharynx. Si l'intensité est assez haute ou assez prolongée pour que la courbure ait lieu dans la région pharyngienne, l'animal ne se détourne pas plus longtemps de la lumière, mais va d'abord vers elle et se détourne ensuite. Durant les réactions phototropiques à un rayon horizontal, deux réflexes importants se produisent, le réflexe d'enroulement et le réflexe d'écartement. Les animaux aveugles ne s'orientent pas comme les normaux dans un éclairage direct ; cependant ils se détournent généralement de la lumière. La cécité n'affecte pas d'une façon appréciable le cours de la locomotion dans un éclairage direct ou indirect. Des spécimens éborgnés ne présentent aucun mouvement de manège ou d'autres activités motrices anormales. Au contraire l'enlèvement de la terminaison antérieure de l'œil retarde considérablement le cours de la locomotion en éclairage direct ou indirect. Les animaux borgnes s'orientent exactement à la lumière quand ils sont éclairés sur le côté normal, en se détournant de la source lumineuse, mais ne s'orientent pas quand ils sont éclairés sur le côté aveugle à moins que leur tête soit tournée de façon que la lumière atteigne l'œil sain, auquel cas, il peut s'ensuivre une orientation normale. Les rhabdomes sont disposés dans l'œil en deux régions sensorielles localisées : quand ceux du bord postérieur et ventral et de la coupe pigmentaire sont éclairés, il va dans la direction opposée. Les sujets possédant seulement la portion antérieure de l'œil, quand ils sont éclairés de front, ne se tournent pas vivement du côté contenant l'œil, comme font les sujets à œil entier. La perte de cette réaction, dans ces spécimens, est probablement due à la perte des rhabdomes de la marge postérieure de la coupe pigmentaire. L'enlèvement de la partie postérieure de l'œil ne modifie pas le fonctionnement normal du reste de l'œil. Les spécimens possédant seulement la partie postérieure d'un œil réagissent à la lumière comme les spécimens aveugles.

Les réactions photiques observées dans *Planaria maculata* peuvent être expliquées sans que l'on admette que la coupe pigmentaire agit comme un localisateur de stimulation photique. Il est possible, cependant, que le pigment ait une fonction localisatrice limitée dans la rétine individuelle. La lumière doit frapper un rhabdome donné parallèlement à son axe longitudinal de manière à provoquer l'excitation du rhabdome. La position de l'axe longitudinal des rhabdomes aboutit ainsi à une localisation de stimulation photique.

Il est possible d'expliquer la localisation de stimulation photique dans la rétine individuelle en supposant que la région moyenne, très réfringente de la rétine agit comme une lentille grossière pour concentrer les rayons lumineux sur le rhabdome, ou en admettant une certaine structure des rhabdomes jointe à l'action ombrante de la coupe pigmentaire. Cette dernière supposition attribue une fonction localisatrice limitée au pigment mais non l'entière fonction de localisation de stimulation photique comme le prétend Hesse (**124**). En corrélation avec la supposition que la lumière doit pénétrer un rhabdome donné parallèlement à son axe longitudinal pour produire la stimulation, nous trouvons que la lumière entrant dans la coupe pigmentaire par une direction donnée éclaire les rhabdomes confinés dans un espace défini, et qu'une large proportion de rhabdomes dans de tels espaces ont toujours leur axe longitudinal dirigé parallèlement aux rayons lumineux stimulants. Et, en cas de lumière provenant de certaines directions, tous les rhabdomes qui sont éclairés ont leur axe longitudinal ainsi dirigé. Une fois qu'un animal est orienté dans un rayon lumineux horizontal, il ne reçoit pas de stimulation orientante jusqu'à ce qu'il ait quitté l'axe d'orientation. L'orientation à la lumière n'est pas nécessairement dépendante de l'arrangement symétrique des photorécepteurs.

**Vers**

Parker et Arkin (**241**) ont trouvé que quand le ver de terre *Allolobophora fœtida* est éclairé sur un côté par une lumière de 3-4 bougies-m. d'intensité, il se montre phototropique négatif, dans la proportion de 26 %. Miss Smith (**284**), dans les mêmes conditions d'expériences, en trouve 39 % qui présentent du Phototropisme négatif.

La différence de résultats provient sans doute, observe Adams (**2**), de la différence des lumières employées, car Miss Smith indique seulement qu'elle a observé ces animaux en lumière solaire diffuse, sans préciser qu'elle était l'intensité de cette lumière. Adams reprend ces expériences et fait les constatations suivantes : *Allolobophora fœtida* est phototropique négative pour la lumière d'une lampe électrique à incandescence d'une intensité variant de 192 b-m, à 0,012 b-m. Le même animal est phototropique positif pour une intensité lumineuse de 0,0011 b-m. Ces vers se retirent dans leurs trous, durant le jour, à cause de leur Phototropisme négatif. Ils en sortent la nuit, moins à cause de l'ombre qu'à cause de leur Phototropisme positif pour la faible lumière.

**Mollusques**

Les *Gastéropodes* ont été examinés au point de vue de divers tropismes par FRANDSEN (**106**), qui a constaté que *Limax maximus* montre du Phototropisme négatif sous une lumière intense et du Phototropisme positif sous une lumière faible. Il y a un point critique entre les lumières d'intensités différentes, pour lequel cet animal ne donne pas de réponse phototropique. L'auteur a remarqué que les deux côtés de l'animal ne sont pas également sensibles à la lumière : le côté gauche l'est plus que le droit, et que les réactions phototropiques varient avec les individus. D'après ces observations, nous pouvons tirer des conclusions en faveur de l'opinion de l'accordement de ces *Gastéropodes* à une lumière déterminée.

En 1900, MITZUKURI (**216**), naturaliste japonais, étudie le Phototropisme négatif des *Littorines*. Ses expériences portent sur des *Littorines* (spécialement *Littorina exigua Dunker*) en aquarium et à l'état de nature :

*En aquarium.* — Il en place une centaine dans un petit vase en verre posé lui-même au centre d'un vase plus grand, semi-circulaire. Deux fenêtres éclairent le laboratoire : leurs plans sont perpendiculaires l'un sur l'autre et le vase est disposé de telle sorte que l'angle formé par les rayons lumineux tombe exactement sur le vase à littorines. Trois quarts d'heure après le début de l'expérience, 8 seulement de ces animaux sont encore dans le vase. Les autres sont sortis et se sont dirigés sensiblement suivant une ligne qui correspond à la bissectrice prolongée de l'angle des rayons lumineux. Comme l'auteur a placé de ce côté quelques obstacles sous forme de boîtes dont l'une, retournée, a des ouvertures dans ses parois qui en permettent l'accès, c'est sous celle-ci qu'il retrouve ses *Littorines*.

Dans une seconde expérience, il penche l'aquarium où il place ses animaux, de façon que la partie profonde de l'eau soit du côté le moins éclairé. Les *Littorines* vont vers cette partie profonde de l'eau, et pourtant, constate-t-il, elles n'aiment pas l'eau profonde, car si un plan incliné est placé dans l'aquarium d'un bord à l'angle opposé, c'est-à-dire plongeant à moitié dans l'eau, les *Littorines* posées en haut de ce plan et repoussées par la lumière, hésitent avant de pénétrer dans l'eau et préfèrent en longer le niveau plutôt que de s'y engager.

*Dans la nature.* — En longeant la rive de la mer, l'auteur s'est rendu compte *de visu* que le côté « mer » est toujours plus brillant que le côté « terre ». Ceci lui explique le comportement des *Littorines* dont il a remarqué la tendance à sortir de la mer pour gagner le rivage.

Il remarque que les *Littorines* s'éparpillent sur les rochers ce qu'il explique par leur goût pour les surfaces raboteuses riches en crevasses qui peuvent servir d'abris. Ces animaux sont d'ailleurs remarquablement sédentaires : Mitzukuri a retrouvé en décembre l'un d'eux qu'il avait marqué en août, au même point où il l'avait vu.

Il note enfin qu'éclaboussées par l'eau, soit naturellement, soit artificiellement, les *Littorines* deviennent phototropiques positives, comme si elles se rendaient compte que, l'éclaboussement étant le signe de la marée, et que, ne pouvant vivre en milieu sec, elles doivent, quand la mer se retire, se rapprocher de l'humidité qui leur est nécessaire pour vivre. Ce qui, selon lui, les guide dans leurs mouvements ce sont les yeux, mais il conseille de ne pas anthropomorphiser à leur sujet, car, sans aucun doute « terre » et « mer » ne représentent pour elles que des impressions de plus ou moins de confortable.

Cette réflexion nous laisse supposer que Mitzukuri ne comprend pas le Phototropisme dans le sens lœbien, puisqu'il fait entrer en ligne de compte dans le comportement des *Littorines,* des sensations d'intérêt.

Dimon (**80**) constate que *Nassa obsoleta* présente du Phototropisme positif dans l'eau et du Phototropisme négatif à sec. C'est exprimer que l'état physiologique de l'animal joue un rôle très important dans ses réactions tropiques, opinion partagée par Walter (**309**) à l'occasion de *Lymnoeus elodes Say*. Cet auteur insiste pourtant sur l'influence des excitations externes dans le comportement de ce *Gastéropode*.

Buddenbrock (**53**) a publié un important travail sur les réactions des Hélicidés à la lumière. Ses recherches ont porté surtout sur *Helix nemoralis* et sur *Helix arbustorum*. Selon lui, l'œil joue un rôle essentiel, peut-être unique, dans leur orientation. L'œil agit d'abord par sa *fonction tonique* : chaque œil produit une contraction des muscles longitidinaux du cou qui lui sont opposés d'où il suit que si les yeux reçoivent un éclairement différent, l'animal va du côté le plus sombre, si l'animal est borgne, il décrit une courbe du côté aveuglé. Or, si l'on éborgne un *Helix*, l'animal ne rampe généralement plus en ligne droite, mais montre un effort évident à se mouvoir du côté de l'œil enlevé. La force de l'effet tonique dépend de la force de la lumière que rencontre l'œil : si la lumière tombe d'en-haut sur l'animal, il se meut en cercle puisque l'action tonique est la même dans toutes les situations, et l'amplitude de la circonférence décrite dépend de la force lumineuse. On peut mettre l'action tonique de la lumière en

évidence sur les escargots comme BOHN (31) l'a fait sur les *Littorines*, en se servant d'un appareil formé d'un écran blanc et d'un écran noir formant un angle dièdre vertical de 90° sur la bissectrice duquel on place le sujet à examiner, la tête tournée vers l'angle : l'escargot dévie vers l'écran noir. Mais les variations obtenues dans les résultats incitent BUDDENBROCK à penser, qu'à côté de l'action tonique, il y en a d'autres qui dirigent le comportement de l'animal. L'auteur étudie, à cette occasion les mouvements compensateurs en cas de rotation de la base. Des escargots étant placés sous une cloche de verre placée elle-même sous un disque rotatoire, ils doivent réagir sous la rotation par des mouvements compensateurs. De fait, ils réagissent en modifiant leur trajectoire. Dans le cas où l'on emploie un escargot borgne de l'œil droit, alors qu'il ne devrait tourner que dans le sens des aiguilles d'une montre, on l'amène par rotation à tourner en sens inverse. La compensation est, à vrai dire, plus faible que chez les animaux sains, mais encore assez évidente. BUDDENBROCK reconnaît en plus ce qu'il nomme la *Lichtcompasreaction* (réaction de compas lumineux) : il y a, dit-il, deux principes absolument différents d'après lesquels un animal peut effectuer son orientation optique, le premier, surtout propre à l'homme et aux animaux supérieurs, consiste en ce qu'un point déterminé du milieu est fixé avec les yeux et qu'il en résulte la position de tout le corps et un mouvement en ligne directe vers ce point, le second en ce que l'animal cherche à conserver sa position relativement à la source lumineuse qui l'oriente, autrement dit, qu'il conserve d'une manière à peu près constante l'angle entre le rayon lumineux et la direction du mouvement, pendant le mouvement. C'est ce dernier qui est appelé réaction de compas lumineux. L'expérience exécutée dans une chambre sombre avec une faible lumière unique, conduit au but désiré en ce qui concerne les escargots.

BUDDENBROCK étudie ensuite le Phototropisme des *Helix*. Soumis à un éclairage unilatéral faible, le reste du champ demeurant obscur, l'animal se montre phototropique positif ; soumis à un éclairage unilatéral faible, le reste du champ étant éclairé, il se montre phototropique négatif. Dans l'obscurité, les escargots semblent chercher la lumière : certains décrivent des courbes avec crochets, les autres tracent des lignes droites. Les animaux aveugles se déplacent toujours en ligne droite. Leur Phototropisme est d'ailleurs augmenté par la chaleur.

Un des points particulièrement intéressants du travail de BUDDENBROCK est qu'il combine des facteurs à réactions contradictoires prévues pour en analyser la résultante, par exemple, la fonction tonique et le Phototropisme chez les animaux borgnes.

**Crustacés**

Sur les mouvements du *Plankton*, nous avons les recherches de BAUER (**14**) qui constate un Phototropisme positif quand la lumière est latérale et un Phototropisme négatif quand elle est verticale de haut en bas, cas ordinaire dans la nature. Il en conclut que la direction des rayons lumineux joue un rôle important dans le mouvement des organismes. De son côté, RUTTNER (**277**) a observé que sur un lac glacé, si la glace est recouverte de neige, les migrations verticales sont interrompues et réapparaissent partout où la neige a été balayée, ce qui montre la part de la lumière dans ce phénomène. Pour ROSE (**275**), si le Phototropisme joue un rôle sur le mouvement des animalcules qui le composent, il y a pourtant d'autres facteurs qui l'influencent. Par exemple, les *Copépodes* marins sont phototropiques positifs, mais la température a une part considérable dans leur comportement puisqu'elle modifie le signe de leur Phototropisme. Au-dessous de 22° C, plus la température est basse, plus le Phototropisme positif est marqué. De 23 à 25° C, il y a indifférence phototropique. Au-dessus de 25° C, Phototropisme négatif. La concentration saline renforce le Phototropisme, la dilution le renverse. Chez les *Nauplius de Balanes*, mêmes réactions que chez les *Copépodes*. D'autres organismes *(Cydippe, Sagitta)* sont d'un Phototropisme indifférent : ils s'élèvent et se maintiennent en surface au soleil quelle que soit la direction des rayons solaires. *Tomopteris* est phototropique négatif.

Mais le *Plankton* marin est formé d'animaux si différents les uns des autres qu'il ne semble pas y avoir de lois générales qui dirigent ses mouvements de migration, qu'ESTERLY se propose avant tout d'étudier (**99**).

*Acartia tonsa* et *Acartia clausi*. — Les animaux de surface sont phototropiques positifs à toute lumière, dans l'eau à 16° C. Au-dessous de 16°, tendance au Phototropisme négatif.

Les animaux de profondeur ont un Phototropisme négatif marqué qui disparaît en laboratoire. Les animaux de surface ont un Géotropisme négatif en lumière diffuse et un Géotropisme positif dans l'obscurité. Les animaux de profondeur ont du Géotropisme positif en lumière diffuse et dans l'obscurité. Les deux espèces montrent un rythme géotropique.

*Calanus finmarchicus*. — Ces animaux sont phototropiques négatifs à température ordinaire. A 10° C. et moins, ils sont phototropiques positifs. Ces réactions ne changent pas quand la salinité est

accrue. Si la lumière tombe verticalement, il y a mouvement vertical vers le bas, excepté à basse température. Si la lumière vient d'en-dessous, il y a mouvement en haut à la température ordinaire. Cette réaction est accrue par une haute salinité. Ces animaux en faible lumière du jour ne montrent pas de tendance à monter. Mais après la chute de la nuit, ils montent si l'eau est à 8-9° : cette réaction n'a pas lieu à 16-18°.

Ils ont du Géotropisme positif en lumière diffuse et à l'obscurité.

*Labidocera trispinosum*. — A température ordinaire, ces animaux sont phototropiques négatifs à quelque lumière que ce soit.

Les recherches au sujet de leur Géotropisme ont donné des résultats confus.

*Metridia lucens*. — A température ordinaire, phototropiques négatifs. A 9° et au-dessous, phototropiques positifs.

Le Géotropisme est positif à la température ordinaire dans l'ombre ou l'éclairement, excepté dans l'éclairement provenant de par-dessous. Le contraire a lieu dans l'eau froide.

*Sagitta bipunctata*. — Le Phototropisme est positif.

Le Géotropisme est négatif dans l'obscurité et la lumière non brillante ; il est positif à la lumière ordinaire.

Cet animal ne descend pas dans l'eau au-dessous de 10° C.

En résumé, Esterly conclut qu'aucune explication générale ne peut donner satisfaction en ce qui concerne les mouvement du *Plankton*. Chaque forme d'organismes semble avoir ses raisons personnelles d'accomplir ses mouvements.

L'auteur a constaté, par ailleurs, que l'état physiologique des animaux change quand ils sont transportés de la mer au laboratoire, d'où résultent de possibles erreurs d'interprétations. Il est donc nécessaire de contrôler leur comportement par celui des animaux à l'état naturel, pris en surface et en profondeur.

Pour ce qui est des espèces qu'il a étudiées, il n'y a pas d'explication de la migration diurne qui puisse être basée sur les réponses aux stimuli externes, excepté pour *Sagitta*. L'action d'un rythme physiologique est apparent pour deux espèces d'*Acartia*. Il y a, dans la proportion de 20 % quelque chose de semblable chez *Calanus*.

En 1889, Yerkes, élève de Davenport, a étudié les réactions de quelques *Entomostracés* à la lumière (**314**).

Il y a, dit-il, deux sortes de stimulation par la lumière : la réaction aux rayons lumineux, Phototropisme, positif ou négatif, et la réaction à l'intensité lumineuse, Photopathie positive ou négative. Après avoir rappelé les expériences antérieures (de Trembley, Lœb et Davenport

et CANNON) il décrit les siennes effectuées sur deux petits Crustacés : une *Daphnie, Simocephalus vetulus Mueller* et *Cyclops parcus Herrick.*

1. SIMOCEPHALUS VETULUS. — Les animaux sont placés dans un vase de telle façon que les atteigne seulement la lumière d'une source lumineuse choisie. Le grand axe de ce vase est orienté perpendiculairement à la direction des rayons. Au-dessus de ce vase se trouve un écran formé d'une boîte prismatique remplie d'encre de Chine et par suite de sa forme, plus foncée à une de ses extrémités qu'à l'autre.

Ce vase est divisé en six compartiments égaux (division purement graphique) numérotés de 1 à 6, 1 étant le plus éclairé, 6 le moins. Dans les cases 2, 3, 4, 5, quatre animaux sont placés, un dans chaque case. La source lumineuse est à 35 cm. Le temps d'exposition est de 3 minutes. Il est fait dix expériences consécutives. Dans la 1re, les 4 animaux se groupent sous le compartiment 1. Dans la 2me, 2 animaux en 1, 2 en 2 ; dans la 3me, 4 en 1, etc.., de façon que la moyenne du groupement pour les dix expériences donne 1,7 ce qui accuse une Photopathie positive.

Pour éviter l'action de la chaleur, YERKES interpose, dans une seconde série d'expériences, une solution saturée d'alun entre les rayons et les animaux. Résultat : Moyenne 1,4, Photopathie positive. Il observe que la durée d'exposition optima est 2-3 minutes. Au-delà de 3 minutes, le résultat est en décroissance, ce qui est dû, peut-être, dit-il, à une diminution de stimulation.

En lumière du jour diffuse, la moyenne est 0,7375. En lumière directe du soleil la moyenne est de 0,08375, ce qui n'est pas étonnant, la lumière du soleil paraissant trop intense pour une réponse positive.

2. CYCLOPS PARCUS HERRICK. — Les expériences sont les mêmes que les précédentes. La moyenne est 0, donc pas de Photopathie. Pourtant il semble probable que pour certaines intensités lumineuses *Cyclops* montre de la Photopathie positive.

COMPARAISON ENTRE PHOTOPATHIE ET CHROMOPATHIE. — L'auteur rappelle les expériences de P. BERT et LUBBOCK sur les *Daphnies*. Ces naturalistes ont trouvé que les *Daphnies* s'accumulent dans le jaune et le vert.

Il se pose ensuite les deux questions suivantes : *Simocephalus* répond-il au spectre d'une façon caractéristique ? Sa préférence est-elle de la Chromopathie ou de la Photopathie ?

YERKES emploi une boîte percée d'un trou par lequel passent les rayons d'un bec de gaz. Ces rayons tombent sur un prisme de sulfure de C, puis sur un miroir penché de telle sorte qu'il les réfléchisse

perpendiculairement sur le vase où sont les animaux : cette perpendicularité des rayons évite le Phototropisme. Tout l'appareil se trouve dans une grande boîte où ne peut pénétrer que la seule lumière qui provient du bec de gaz.

L'expérience montre que les animaux marquent une préférence pour le rouge-orange. D'où est vérifiée la conclusion de P. Bert que les Daphnies ont une préférence pour certaines parties du spectre.

Cette préférence est-elle une réaction a l'intensité lumineuse ou à la couleur ?

Grâce à un prisme renfermant de l'encre de Chine, il est possible de faire peu à peu décroître l'intensité d'une extrémité à l'autre du spectre, de façon que le côté rouge soit d'une intensité égale à celle du côté violet.

La réponse est un mouvement des animaux vers le violet.

Ce prisme noir enlevé, un papier parafiné est placé sur le cristallisoir. S'il est très épais, pas de réaction. S'il est assez mince et posé sur le vert et le jaune, rendant ces couleurs moins brillantes que les autres, tous les animaux moins 2 vont dans le violet et 8 au delà de l'écran. Donc *Simocephalus* est photopatique et non chromotropique.

On peut se demander quelle est la partie du corps qui est excitée et si c'est seulement l'œil ou bien tout le corps. Yerkes déclare que, à son avis, c'est surtout l'œil, mais peut-être pas lui seul.

En résumé :

1° *Simocephalus vetulus Mueller* est photopathique positif;

2° Dans certaines limites, la valeur du mouvement positif varie directement avec l'intensité lumineuse;

3° La lumière diffuse du jour cause une meilleure réponse que la lumière directe du soleil ;

4° *Cyclops parcus Herrick* n'est pas photopathique ;

5° *Simocephalus,* à la lumière du gaz, préfère le rouge-orange ;

6° Cette réponse est de la Photopathie et non de la Chromopathie.

Expériences sur Daphnia et Cypris (**315**). — En 1900, Yerkes reprend ses expériences sur ces animaux dans le but d'étudier leur Phototropisme et spécialement la relation entre le degré de mouvement et l'intensité lumineuse et si le renversement de réaction décrit par Miss Towle (**297**) pour *Cypridopsis* est retrouvé chez eux. Il compte se demander aussi quelle est l'influence de la chaleur et du chimisme sur les réactions produites par la lumière.

Les animaux avec lesquels il expérimente sont *Daphnia pulex* et *Cypris virens Jurine*.

Les travaux de Davenport et Cannon (**76**) donnaient cette conclusion : dans certaines limites, le degré de mouvement des *Daphnies* croît légèrement avec un accroissement considérable d'intensité lumineuse.

Yerkes emploie la méthode suivante : Il prend un vase demi-cylindrique de 60 cm de long sur 8 cm de large peint en noir en dehors et au dedans. Une source lumineuse (gaz) est placée à 25 cm de l'une de ses extrémités dans une première série d'expériences, et à 100 cm dans une seconde série. Il pose les animaux à étudier à l'autre extrémité de façon que, dans le premier cas, ils se trouvent à 75 cm de la lumière et, dans le deuxième à 150 cm.

Le milieu du trajet à parcourir par eux, soit, dans les deux cas, la distance de 25 cm du point de départ, est marquée, et un vase interposé contenant une solution saturée d'alun empêche l'action sur eux de la chaleur.

Les résultats sont les suivants dans ces conditions de lumière artificielle :

Sur dix essais successifs, la lumière étant à 75 cm, la moyenne de rapidité pour les 25 premiers centimètres est : *Daphnies :* 27"3 ; *Cypris :* 20"1.

Pour les seconds 25 centimètres :

*Daphnies :* 25"3 ; *Cypris :* 19"5.

Sur dix essais successifs, la lumière étant à 150 cm pour la première moitié du chemin à parcourir, la moyenne est :

*Daphnies :* 62"88 ; *Cypris :* 46"92.

Pour la seconde partie du chemin :

*Daphnies :* 79"92 ; *Cypris :* 38"68.

Donc, les *Daphnies* gagnent 1"8 dans le premier cas et les *Cypris*, 0"6.

Les *Daphnies* gagnent 17"04 dans le second cas, les *Cypris*, 8"24.

A la lumière du jour, les résultats sont sensiblement les mêmes.

Donc, il y a une relation entre l'intensité lumineuse et la rapidité du mouvement chez ces deux animaux : elle est moins accusée chez *Cypris* que chez *Daphnia*, bien que les premiers soient en général plus rapides que les secondes.

Renversement de réactions. — Miss Towle a décrit (**297**) un changement particulier dans les réactions phototropiques de *Cypridopsis :* Un individu, dit-elle, placé dans un vase éclairé à une de ses

extrémités, se meut vers la lumière. Si pendant son voyage vers le pôle positif, la lumière est portée à l'autre extrémité du vase, l'animal se retourne immédiatement et va vers la lumière. Mais si ce changement est répété plusieurs fois, il arrive un moment où le *Cypridopsis* nage à l'inverse de la lumière. Pourquoi ce changement de réaction ?

Miss Towle répond : Ce changement de positif en négatif est dû à des causes internes, le changement de positif en négatif à une stimulation externe.

Yerkes reprend les expériences de cette naturaliste et conclut qu'une réaction positive ou négative peut être donnée par *Daphnia* pendant un temps considérable, mais que toutefois la réaction négative est moins permanente. Ses conclusions pour *Cypris* sont les mêmes.

Miss Towle attribuait un effet modificateur du sens de la réaction au contact des animaux avec la pipette qui sert à les transporter dans le vase à expériences. Yerkes restreint un peu ces conclusions : ce contact, dit-il, rend négatif un animal positif, il n'y a pas de doute en ce qui concerne *Cypris*, mais il en reste un en ce qui concerne *Daphnia*.

Il constate enfin que les changements de température n'ont aucun effet sur les réactions phototropiques de *Daphnia* et *Cypris* et que pour ces formes, une lumière suffisante agit sur elles d'une façon si impérative qu'elle les pousse dans une solution acide qui leur est fatale. Ainsi, en introduisant ces animaux dans un vase allongé dont le grand axe est perpendiculaire à une fenêtre et en plaçant du côté fenêtre de l'acide chlorhydrique, il constate que les *Daphnies* en arrivant à cette zone dangereuse zigzaguent quelque peu mais ne retournent pas en arrière, et ne tardent pas à mourir victimes de leur Phototropisme positif.

Tous les expérimentateurs ont trouvé que *Cyclops* est phototropique positif à faible intensité lumineuse et phototropique négatif à forte intensité.

Esterly (**97**) a observé *Cyclops albidus* femelle. Il a constaté qu'il est phototropiquement neutre à faible intensité lumineuse et phototropique négatif à forte intensité quand il est exposé à la lumière après avoir été confiné un certain temps dans l'ombre. Après exposition à n'importe quelle lumière, il est phototropique négatif à toute lumière. Après le confinement dans l'ombre, le Phototropisme négatif s'accroît en même temps que l'intensité de lumière.

Ordinairement, *Cyclops albidus* femelle est géotropique positif, mais après avoir été exposé à la lumière, il tend à devenir géotropique négatif dans l'ombre. Si on l'expose à un éclairement intense par-

dessous, le géotropisme négatif le devient positif alors que si la lumière agissait seule, elle provoquerait des réactions négatives.

Anna Drzewina, de l'école de Bohn, a beaucoup étudié les Crustacés.

1. Pagures misanthropes (87-90). — L'auteur a observé *Clibanarius misanthropus* d'abord à Arcachon puis à Banyuls.

A Arcachon (87), elle a constaté que cet animal présente des variations régulières du signe du Phototropisme, sensiblement parallèles aux oscillations de quinzaine de la marée. En morte-eau, le Phototropisme négatif est très accentué. A mesure que la marée devient plus forte, il y a tendance au changement de signe. En vive eau, le Phototropisme est franchement positif.

Ce parallélisme entre le mouvement de quinzaine de la marée et la périodicité du Phototropisme suggère l'idée d'un rapport entre ces deux phénomènes.

En tous cas, ce changement de signe phototropique est utile à l'animal : le Phototropisme positif de vive eau lui évite une submersion ; le Phototropisme négatif de morte-eau lui évite une dessiccation possible en temps de forte chaleur.

A Banyuls, ces Pagures transportés au laboratoire se montrent immédiatement phototropiques positifs. Il y a pourtant dans chaque lot quelques indépendants, mais en nombre toujours proportionnellement très faible (5 à 10 %). Cette absence de comportement comparable au Phototropisme périodique des mêmes animaux à Arcachon montre l'influence de l'habitat sur les réactions d'un animal.

A Banyuls, si l'on examine, à l'expiration de leur séjour, les Pagures dans les cristallisoirs dont l'eau n'a pas été renouvelée, on trouve qu'ils sont devenus phototropiques négatifs. Si l'eau a été renouvelée, ils sont demeurés phototropiques positifs. Si l'on fait varier la concentration saline de l'eau de mer, il n'y a pas renversement de signe phototropique, mais diminution de la sensibilité à la lumière. Dans l'eau confinée, après plusieurs jours sans renouvellement, le Phototropisme positif est conservé.

Ces animaux sont très sensibles à l'action de l'acide carbonique qui renverse leur Phototropisme de positif en négatif et leur provoque une inhibition musculaire.

De même des secousses prolongées changent leur signe phototropique.

Chez les Pagures il peut être créé des associations d'ordre psychique.

Un Pagure placé en face d'une coquille de mollusque qu'on a

bourrée de papier, enlève le papier et s'y introduit. En face d'une coquille occupée par un autre *Pagure*, il engage souvent une lutte avec l'occupant pour lui prendre la coquille. En face d'une coquille habitée par le mollusque, après une rapide exploration, il s'en éloigne, renseigné peut-être par association entre le contact d'un mollusque et l'inutilité des efforts pour l'en extraire. En face de coquilles de *Trochus* fortement bouchées avec du liège, il se livre à des essais multiples de débouchage, puis peu à peu abandonne le travail, et après quelques jours, à peine a-t-il senti le liège sur une telle coquille qu'il s'en éloigne. Toutefois, si une autre coquille, par exemple d'un *Cerithe* lui est présentée, bouchée avec du liège, il reprend vigoureusement des essais sur elle.

2. Carcinus maenas (88-89). — Bethe (16-17) a étudié ce crabe qu'il considère comme un pur automate, incapable d'associations. Ses observations se résument ainsi : 1° Un *Carcinus moenas* placé dans un coin obscur d'un aquarium où se trouve déjà un *Cephalopode (Eledone)* a un mouvement de fuite. Attaqué aussitôt par le *Cephalopode*, s'il est dégagé et replacé dans la partie éclairée de l'aquarium, il se précipite immédiatement vers le coin obscur où se trouve son ennemi. Il n'a donc pas profité de l'expérience qu'il vient de faire. 2° Un crabe affamé est alléché par un morceau de viande. Il l'attrape. Si on lui arrache aussitôt cette proie et qu'on le batte, qu'ensuite on le lui représente, il se précipitera dessus et, ceci autant de fois qu'on voudra renouveler cette expérience pourtant pénible pour lui.

Yerkes et Huggins (319) ont cependant montré qu'une écrevisse américaine, *Gambarus affinis* est capable « d'apprendre » : elle parvient à se débrouiller dans les méandres d'un labyrinthe pour aller chercher sa nourriture. Toutefois elle n'apprend que lentement. Cette lenteur explique le peu de résultats des essais de Bethe qui n'ont pas été assez nombreux.

Anna Drzewina expérimente à nouveau avec *Carcinus maenas*.

Elle constate ce fait : la marche constante à la mer des Crabes déposés sur la plage, à quelque distance que ce soit (de 4 m. à 150 m.) cette marche est directe. Il y a quatre facteurs possible de ce mouvement : la lumiere, la direction du vent, l'inclinaison de la plage, l'humidité de l'eau.

Ni la lumière, ni le vent ne semblent avoir d'influence sur ce comportement. Les Crabes aveuglés se comportent comme les autres, sans hésitation.

La pente n'a pas d'influence non plus. Si elle est descendante, le Crabe descend. Si elle est tortueuse, il descend et monte selon les

nécessités, et si par hasard une pente est trop dure pour lui, il s'écarte pour prendre une pente voisine moins forte. S'il est placé sur un talus perpendiculaire à la mer, il est sollicité d'une part par la pente, de l'autre par la mer : il prend alors la diagonale du parallélogramme des forces.

Reste comme facteur de son comportement l'hydrotropisme. En effet, après la pluie ou quand le sable est humide, l'animal marche au hasard, ce qui s'explique par l'interférence de l'hydrotropisme de la mer avec celui du sol. Placé sur une pointe s'avançant dans la mer, entre deux bras d'eau, le Crabe ne se dirige ni vers l'un, ni vers l'autre de ces bras, mais selon la diagonale des forces encore, c'est-à-dire vers le point de la mer qui, en somme, est le plus éloigné de lui.

Il est capable de connaître des habitudes, car on observe qu'un Crabe pris dans une zone basse de rochers noyés par les flots, n'a pas un hydrotropisme net mais est attiré par les ombres.

Vis-à-vis des réactions mécaniques, Bervoet encore paraît avoir fait erreur. Il affirme que *Carcinus maenas* fait toujours une somersaut mécanique du côté opposé au stimulant. Or souvent l'animal soumis mécaniquement présente un relève de défense, une attitude menaçante. Excité plusieurs fois de suite, il fuit, non du côté opposé au stimulus, mais du côté de l'ombre. D'ailleurs le comportement est différent suivant que l'animal est au repos ou bien en mouvement. Tandis qu'au repos, habituellement il fuit, en mouvement, il se contente de s'arrêter, quelquefois de reculer. Et si on multiplie les excitations, il tourne de 180°. S'il rencontre des cailloux après une excitation, il les explore et s'y adosse. Cependant un Crabe de zone basse de rochers, s'adosse directement aux cailloux sans les explorer préalablement (Influence de l'habitat).

Vis-à-vis des excitants chimiques, l'animal fuit non du côté opposé au stimulant, mais toujours vers l'ombre.

2. Pachygrapsus marmoratus. — Chez ce crabe, le Photrotropisme négatif est encore plus marqué que chez *Carcinus maenas*. La nuit, il est attiré fortement par la lumière artificielle. Il est capable d'apprendre à passer à travers un labyrinthe. Il a l'instinct d'imitation : quand un de ces animaux dégringole le long d'un rocher, d'autres se hâtent de suivre le même chemin. Enfin, il est visible qu'il s'habitue à l'observateur.

En résumé, Anna Drzewina conclut : « Je considère l'attraction exercée par la mer sur un Crabe comme un Tropisme (Hydrotropisme), à cause de son caractère en quelque sorte irrésistible, la marche du Crabe dans certaines conditions, suivant une direction

résulte de la diagonale du parallélogramme des forces est surtout importante à cet égard. Mais comme je n'ai pas étudié l'intervention possible du système nerveux dans ce phénomène, je ne puis soutenir que celui-ci ne joue aucun rôle. » (88, P. 232)

Minkiewicz s'adonne à l'étude particulière du Chromotropisme 211-212 qu'il distingue du Phototropisme selon Loeb. Il appelle Chromotropisme l'action de la lumière colorée par opposition au Phototropisme, action de la lumière blanche.

Il observe que les Zoés de crabes (Maja squinado) sont à la fois *phototropiques positives et attirées par les rayons les plus réfrangibles* (purpurotropisme), tandis que des Némertes Lineus ruber sont phototropiques négatives et attirées par les rayons les moins réfrangibles (Erythrochromotropisme). Ceci concorderait avec la théorie de Loeb. Lineus, pour d'autres : Lineus ruber placé dans une solution de *septs cent d'eau salée pour cent cinq d'eau de mer* devient phototropique négatif mais est attiré par les rayons les plus réfrangibles. Après deux jours l'Erythrochromotropisme reparaît, puis suit une période de deux ou trois semaines de phototropisme, d'indifférence aux rayons colorés, suivie elle-même de Purpurotropisme.

De ces expériences, l'auteur conclut que, contrairement à la théorie de Loeb, il y a des animaux chromotropiques par rapport aux régions moyennes du spectre, que le Purpurotropisme n'est pas lié au Phototropisme positif ni l'Erythrochromotropisme au Phototropisme négatif, que des animaux peuvent être en même temps phototropiques et achromotropiques. L'examen de Zoés de crabes dans des eaux naturelles lui a en outre montré que le Chromotropisme peut avoir une influence sur la distribution verticale de ces animaux.

Dans le même ordre d'idées, Minkiewicz étudie l'instinct de déguisement de certains crabes 213. Ses expériences portent sur *Maia verrucosa* et *Maja squinado*.

Ces animaux placés dans un aquarium coloré muni d'un fond de papiers colorés se collent ces papiers sur le dos en choisissant ceux qui sont de la même couleur que le milieu. Si l'aquarium est partagé en deux parties, l'une rouge et l'autre verte, et qu'y soient introduits des crabes déguisés, les uns en rouge, et les autres en vert, chacun se dirige vers le côté de l'aquarium de la couleur de son déguisement. Toutefois, s'ils sont forcés de choisir leur déguisement, les crabes délaissent constamment le vert.

A noter que le crabe déguisé introduit dans un aquarium d'une couleur différente de la sienne, garde son costume, et que le crabe aveuglé se déguise, mais sans choix de couleur.

Un fait intéressant est le suivant : Un crabe privé de se

connexions cérébrales se déguise comme un crabe normal, ce qui montre que ce n'est pas le cerveau de l'animal qui régit le comportement en cette affaire mais seulement les réflexes des extrémités thoraciques inférieures provoqués par les sensations tactiles des pinces.

Comment se fait le choix de la couleur ? — Il y a parallélisme entre la couleur un individu et son Chromotropisme — « Sous l'action directe du milieu, la couleur et le Chromotropisme se développent par une sorte de résonnance de l'organisme entier aussi bien de ses chromatophores et de sa rétine que de son appareil rétino-musculaire ». D'où un crabe mis en milieu vert, acquiert sous l'influence du milieu, du Chlorotropisme positif et par conséquent devient Chromotropique négatif pour les autres couleurs. Donc seul le vert l'intéressera, donc il choisira le papier de cette couleur. De même, si on l'a déguisé en vert, il acquiert du Chlorotropisme et ne peut chercher que le milieu vert avec lequel il est accordé.

En 1908, Minkiewicz étudie le Chlorotropisme chez les *Pagures* (**211-212**). Il constate que les Pagures sont chlorotropiques positifs. Toutefois ce phénomène n'est que relatif, toute couleur se rapprochant du vert (violet, bleu, jaune) pouvant les attirer.

Quand l'animal est maintenu dans l'eau stagnante, il s'intoxique, s'inverse chlorotropiquement d'une façon qui présente une sorte de rythme assez curieux : l'aquarium étant rouge-bleu, le Pagure réagit d'abord normalement, puis l'inversion commence et dure quelques heures, puis, le Chlorotropisme reparaît, puis disparaît.

Nous devons nous hâter d'ajouter que les expériences de Minkiewicz sur l'instinct de déguisement des *Crabes* ont été reprises soigneusement par Cotte (**63**) et ne lui ont donné aucun résultat. Des observations de ce dernier auteur, il semble résulter qu'elles doivent rentrer dans le domaine de la fantaisie d'où elles n'auraient jamais dû sortir. Nous les avons citées seulement à cause de l'intérêt qu'elles avaient un moment présenté et parce qu'elles nous paraissent de nature à éclairer la psychologie de quelques observateurs enclins à prendre leurs hypothèses pour des réalités.

Mary Mac Ginnis étudie les réactions de *Branchippus serratus à la lumière* (**194**). Ce *Crustacé* est phototropique positif sous l'influence d'éclairements variant de 12 à 280 b. Après exposition à l'ombre cet animal est encore phototropique positif même si l'exposition à l'ombre a duré six semaines. L'effet cinétique de la lumière s'accroît avec l'intensité lumineuse. Quand l'animal réagit à la lumière, son côté ventral est habituellement tourné vers la source lumineuse, le grand axe à angle droit avec les rayons lumineux. Les yeux sont les seuls

organes photosensibles. A la lumière, il montre du Géotropisme positif, à l'obscurité, du Géotropisme négatif.

Bujor (**55**) a étudié le Phototropisme d'*Artemia salina Leach*, des lacs salés de Roumanie. Les larves et les adultes sont phototropiques positifs au-dessus de 0°. L'état de pureté de l'eau, ses variations de concentration saline ne changent pas le signe du Phototropisme. Certains facteurs chimiques l'exaltent, tels que l'acide carbonique et l'alcool, surtout chez les larves. De même l'élévation de température. Au contraire, l'abaissement de température diminue la sensibilité phototropique d'*Artemia*. A 0° C., il y a renversement de signe : l'animal devient phototropique négatif. Ces expériences de laboratoire confirment les observations faites sur nature : dans les lacs salés, les *Artemia* larves et adultes se tiennent, durant la belle saison, dans les parties les plus exposées au soleil ; elles nagent en surface. Pendant la saison froide, en vertu de leur Phototropisme négatif, elles se réfugient dans le fond vaseux du lac.

Rose (**274**) en observant le Phototropisme des *Daphnies* (*D. longispina*) a surtout noté les variations de leurs réactions phototropiques. Dans le jeune âge, *Daphnia* est phototropique positive, sous les conditions normales. Si il y a trop forte intensité lumineuse, elle présente du Phototropisme négatif. Au-dessous de 18° C, son Phototropisme est positif, au-dessus de 22° C, elle a du Phototropisme négatif. Entre 18° et 22° C c'est pour le Phototropisme un point critique. L'acide carbonique et les produits de désassimilation de l'organisme exagèrent le Phototropisme positif, certains sels, tels que le KCl, l'affaiblissement. Les variations brusques d'intensité lumineuse provoquent de la Photopathie qui se manifeste par des déplacements verticaux de haut en bas, en cas d'augmentation, de bas en haut en cas de diminution.

Ewald (I. R.) (**100**) s'attache à la signification phototropique des réactions à la lumière des *Cladocères*. A la lumière, ces animaux s'orientent de façon que leurs yeux soient constamment fixés vers la source lumineuse : la suppression des yeux détruit l'orientation. Ils présentent des affaiblissements réguliers de la locomotion, ce qui fait succéder à une période active d'ascension vers la lumière, une période passive de descente. Comme la pesanteur agit sur eux, si la lumière vient d'en bas, les mouvements actifs diminuent par action corrélative des deux stimuli. Leur adaption à l'intensité lumineuse est d'ailleurs lente. Si l'intensité lumineuse diminue, l'animal devient phototropique positif, si elle augmente, il devient phototropique négatif. Des variations lumineuses trop lentes sont sans effet.

Au-dessous du seuil d'excitation, l'animal tombe au repos. La composition chimique de l'eau influence le résultat.

Frich et Kupelwieser (**108**) ont étudié le Chromotropisme des *Crustacés*. Selon eux ces animaux perçoivent les qualités spécifiques des lumières colorées. En effet, sous la lumière blanche, une augmentation d'intensité lumineuse provoque du Phototropisme négatif, une diminution, du Phototropisme positif. Sous la lumière bleue, une diminution donne du Phototropisme négatif. Moore (**222**) note que *Diaptomus Bakeri*, qui marque de l'indifférence phototropique, devient phototropique positif sous l'influence de certains acides, alcools et éthers. Pour faire apparaître le Phototropisme négatif, il faut ajouter par litre d'eau, soit 24 cm³ d'une solution de caféine à 1 °/₀, soit 2 cm³ d'une solution de strychnine à 1/2 °/₀, soit 20 cm³ d'une solution d'atropine à 1/4 °/₀.

Ewald (W.-F.) (**104**) combat l'hypothèse de « l'amour de la lumière » ressenti par des *Crustacés*. Les *Nauplius de Bananes*, en effet, ne recherchent pas la lumière pour elles-mêmes, mais se dirigent vers la source lumineuse : si le point qui, pour elles, en est le plus proche, se trouvent dans l'ombre, elles y nagent. Le même fait a été observé par Lœb, par exemple, pour les jeunes Chenilles de *Chrysorrhea* ou les *pucerons* ailés.

Pourquoi certains *Arthropodes* s'immobilisent-ils, le soir, dans la vase ? Par Stéréotropisme, peut-on dire. Rabaud (**263**) répond : Non, par Phototropisme positif. Il a constaté que *Gammarus*, placé dans un vase éclairé où se trouve un abri opaque, se rend dans cet abri et s'y immobilise et que c'est du Phototropisme négatif, car si l'abri est transparent, le contact qu'en prend l'animal ne l'y maintient pas.

Cowles étudie longuement les habitudes, réactions et associations du Crabe *Ocypoda arenaria* (**68**), animal à pinces asymétriques, très vorace ; il mange sans hésitation ses semblables plus faibles que lui ; d'une extrême agilité sur le sable, il va si vite qu'il est impossible de discerner l'ordre dans lequel ses pattes « tricotent ». Les points qui nous intéresseraient dans cette étude sont malheureusement ceux que l'auteur a le moins développés. Nous pouvons toutefois en retenir les détails suivants :

La carapace d'*Ocypoda* présente des changements de couleurs en corrélation avec les différentes conditions de température et de lumière. Dans l'obscurité, à une température entre 22° et 45° C., il a une coloration légère. En lumière diffuse ou directe, si la température n'est pas trop élevée, la coloration est sombre. Au-dessus de 35° C., coloration légère, indépendante de l'intensité lumineuse.

Les yeux de cet animal sont très développés pour des yeux de Crabe. Ils sont sensibles aux grandes différences d'intensité lumineuse,

et bien que, vraisemblablement, ils ne lui servent à apprécier ni les différences de couleurs, ni la forme des objets, mais seulement leurs profils avec leurs accidents importants, ils lui sont utiles à la recherche de sa nourriture, à l'observation de ses ennemis et à la direction générale de sa locomotion.

*Ocypoda* est sensible aux bruits produits sur le sable. Un observateur caché à l'animal, faisant deux ou trois pas sur la grève, celui-ci à un mouvement de réaction soudain. S'il est enfoncé dans son trou et qu'on y agite un bâton, il fait le mort. Il est bien moins sensible aux vibrations de l'eau de l'aquarium dans lequel il se trouve.

Cet animal paraît avoir le sens de la position et de la distance. Il est guidé par les différences de lumière des surfaces, les stimuli tactiles, les différences d'efforts musculaires et la stimulation de ses organes équilibrateurs, improprement appelés ses organes auditifs.

**Isopodes**

Abbot (1) étudie les réactions de quelques *Isopodes terrestres* à la lumière. Les espèces qu'il observe sont : *Oniscus asellus*, *Porcellio rathkei*, *P. scaber*.

Ces animaux répondent aux stimuli lumineux de trois façons : par Photokinèse (activité accrue ou diminuée sans orientation), par Phototropisme (réponse avec orientation définie par rapport à la source lumineuse), par vision (réponse aux stimuli s'exerçant par le jeu des cellules photoréceptives). Les expériences d'Abbot n'intéressent que le Phototropisme.

*Oniscus* est négatif en lumière du jour diffuse et à un éclairement horizontal par lumière artificielle. *Porcellio* est en général négatif aux mêmes stimuli qu'*Oniscus*, mais avec moins de précision. *Oniscus* et *Porcellio* répondent à une intensité de 100 b.-m. à 0,01 b.-m. La réponse est la même à toutes les intensités. En raison de l'extrême sensibilité aux basses intensités, le seuil de la stimulation n'est pas déterminé.

Il n'y a pas de changements appréciables dans le Phototropisme d'*Oniscus* par répétition du stimulus. Dans ces conditions, l'animal devient d'ordinaire moins actif, mais l'acuité d'orientation n'est pas interférée. La réaction d'*Onicus* est essentiellement la même, s'il a été exposé préalablement à une forte lumière ou à l'obscurité, ou s'il a été maintenu dans un maximum ou du minimum d'humidité. *Porcellio* est quelquefois moins négatif après avoir été placé dans un

habitat sec et quelques individus de ce genre sont positifs après une exposition à une forte lumière.

Dans l'eau, ces *Isopodes* ne répondent pas à la lumière. Les *Isopodes* terrestres ne sont cependant pas différents structuralement de leurs congénères aquatiques. Ils sont confinés dans un habitat terrestre limité où l'humidité est relativement haute et le pouvoir évaporant de l'air relativement faible.

Le Phototropisme négatif semble être un des prineipaux facteurs qui les maintiennent dans un habitat convenable. *Oniscus*, avec un habitat plus restreint que *Porcellio*, a une réaction plus précise à la lumière. Les *Isopodes* terrestres sont plus exactement négatifs à la lumière que l'*Isopode* d'eau douce *Asellus communis*. Le Phototropisme négatif est un facteur écologique plus important pour les *Isopodes* terrestres que pour les aquatiques. (Rappelons que l'Ecologie est l'étude de la relation entre les organismes et leur milieu.) *Oniscus* semble être orienté directement par la lumière et répondre, au moins dans quelques circonstances, à un stimulus lumineux continu agissant avec une intensité constante.

**Insectes**

Dès 1872, Pouchet (**260**) observait que les larves de mouches qui se tiennent dans un paquet de cheveux et autres détritus, viennent à la surface à la nuit et rentrent dans l'intérieur à l'aube ou sous une lumière artificielle. Un vase d'eau chaude (à 80°) placé sur ces détritus ne modifie pas le comportement de ces *Diptères* : ce n'est donc pas la chaleur qui entre en ligne de compte dans leurs mouvements. Pouchet remarqua aussi que les larves d'*Eristalis tenax* et de *Lucilia Caesar* non seulement sont sensitives à la lumière mais répondent à la direction des rayons par une réaction immédiate. Cette photosensivité, elles l'ont dès leur naissance quoique encore imparfaite : ce n'est que peu à peu qu'elles acquièrent le sens de la direction sous l'influence de la lumière. Pouchet pensait que ces phénomènes résultaient de l'action de la lumière frappant les yeux de l'animal sous des angles différents.

Kellog (**156-157**) a observé le comportement de quelques *insectes*. Une ruche étant recouverte d'un drap noir, à l'époque de l'essaimage, les abeilles se précipitent vers le haut où il n'y a pas d'orifice, ce qui montre l'action de la lumière sur elles. Des *Chenilles* tiennent compte de la lumière quand on place des aliments dans leur voisinage. L'auteur conclut à des actes réflexes de la part de ces

animaux dans des attitudes où l'on élève trop souvent leur instinct à la dignité d'actes réfléchis.

Bogdanof a étudié le comportement d'insectes du fumier (**20**). Il observe que les larves de *Musca domestica* sont phototropiques positives (tandis que Davenport leur attribue un Phototropisme négatif) et suivent la direction de la lumière. Les adultes sont moins sensibles à l'action lumineuse. Il reconnait que le Phototropisme des mouches est insuffisant pour expliquer le rassemblement de ces animaux dans les habitations. A ce rassemblement, il donne comme cause l'action combinée de facteurs multiples : Géotropisme, Chimiotropisme, etc... Cet auteur est très peu loebien puisqu'il attribue un rôle à la mémoire dans le comportement des mouches.

Polimanti (**258**) a remarqué que *Lasius niger* est attiré, le soir, dans les rues de Naples, par les fortes lampes à arc, jamais par les petites lampes électriques, action, dit-il, de la plus forte intensité lumineuse.

Holmes (**128**) étudiant le comportement d'une sorte de punaise d'eau, *Ranatra*, remarque d'abord — remarque applicable à tous les Tropismes — qu'entre le stimulus et la réaction qui en résulte, il y a place pour toute une série de phénomènes qui ne se révèlent pas extérieurement.

Quand les Ranatres sont en aquarium, elles manifestent toutes un Phototropisme positif. Si on les sort de l'eau et qu'on les place près d'une source lumineuse, elles commencent par simuler la mort, puis leur tête exécute un mouvement qui en amène la partie supérieure perpendiculairement aux rayons lumineux. Le tube respiratoire s'abaisse si la lumière vient de l'avant et se relève si elle vient de l'arrière. Les pattes du côté éclairé s'infléchissent, les autres demeurant inertes. En somme, l'animal s'oriente vers la source lumineuse.

Tenue un certain temps dans l'obscurité, *Ranatra* montre, quand elle est remise à la lumière, un Phototropisme négatif d'ailleurs faible.

Si on noircit un de ses yeux, elle tourne d'abord en cercles, puis, après plusieurs essais, marche en ligne droite. D'où il suit que *Ranatra* semble, par ses agissements, confirmer d'abord la théorie mécanique des Tropismes, puis, se diriger selon la loi de son intérêt, étant supposé que la lumière lui procure des sensations agréables. Holmes penche pour cette « loi du plaisir » dirigeante de l'insecte et explique curieusement que l'insecte qui se jette dans la flamme d'une lampe et s'y brûle, le fait d'abord par agrément, comme un morphinomane qui éprouve au début des sensations agréables que lui cause la drogue et en continue ensuite l'usage, malgré les inconvénients qu'elle présente pour lui.

Parker expérimente *Vanessa antiopa* (**237**). Ce papillon est phototropique négatif quand il est éclairé par le soleil sous un éclairement vertical. En lumière diffuse, il ne montre aucun Phototropisme. Dès que le soleil réapparait, le Phototropisme négatif réapparait. La chaleur n'a rien à voir avec ce phénomène qui se produit d'une façon identique si les rayons efficients passent préalablement à travers une solution d'alun qui les décalorise.

Sous un éclairement artificiel, tel que la lumière électrique, *Vanessa* se montre phototropique positive.

Les deux sexes ont le même comportement.

Aveuglé, l'animal ne montre aucune réaction à la lumière ; éborgné, il vole ou marche en cercle.

Mayer et Soule (**207**) ont étudié la Chenille du papillon *Danais plexippus*.

Elle est phototropique positive surtout sous l'action des rayons ultra-violets. De plus, elle est géotropique négative. Ces deux réactions combinées servent à la maintenir à la partie supérieure de la plante (Asclepias) qui lui sert de nourriture et à diminuer le risque qu'elle s'écarte de la tige et meure de faim. Elle n'a pas une perception de la forme et de la couleur de la nourriture mais est guidée vers elle par un sens chimique : la réaction d'alimentation entrée en action par ce sens, l'animal tend à la continuer. Si une fois qu'elle a commencé à s'alimenter d'une feuille, on lui présente une autre feuille désagréable à manger, à des intervalles de une à une demi minute, elle la mord, montrant qu'elle n'est pas influencée par des événements fâcheux survenus une minute ou une minute et demi auparavant. Si cette feuille désagréable lui est présentée à intervalles de trente secondes, elle la mord de moins en moins et finit par la refuser. Un stimulus constamment répété sur elle perd son effet : ceci n'est pas dû à de la fatigue, mais à des changements internes.

L'instinct de reproduction du mâle de *Porthesia dispar* est une réaction chimiotropique. Mais les femelles normales exercent une sélection contre les mâles sans ailes et non contre les mâles anormalement colorés. Quand la femelle est aveuglée, elle ne sélecte plus les mâles sans ailes.

Herms (**123**) a étudié les mouches *Lucilia Caesar Lin.* et *Calliphora vomitoria Lin.*

Il note d'abord que le stade œuf de ces animaux dure de huit à quarante-huit heures, la période nutriciale de deux à sept jours pour *Lucilia* et de trois à neuf jours pour *Calliphora*, la période prépupale de deux à sept jours, et la période pupale de huit à dix-sept jours. L'imago vit en moyenne trente jours.

Les larves agrégées pendant la période nutriciale, de *Lucilia Cæsar* sont phototropiques positives. Sous le spectre, elles se rassemblent dans le jaune-orange. Les changements brusques d'intensité lumineuse (accroissement ou décroissement) leur font perdre la réaction. Les larves migrantes, d'abord peu sensibles phototropiquement deviennent phototropiques négatives. Dans le cas où elles sont tenues sous le spectre, elles se réfugient dans le jaune-orange et fuient vigoureusement le bleu. Placées entre deux lumières d'inégale intensité, elles adoptent une marche plus ou moins perpendiculaire à la direction des rayons lumineux avec déviation vers la source lumineuse de plus faible intensité. Placées à égale distance de deux lumières d'intensité égale, leur marche a lieu perpendiculairement à la direction des rayons. Sous une augmentation brusque d'éclairement, l'animal étant dans l'ombre, il y a de la part de la larve, des mouvements au hasard avec changements plus ou moins accusés de direction. Un assombrissement brusque ne produit, par contre aucun effet sensible. Les images sont phototropiques positifs.

Herms (**123**) se pose au sujet du comportement de ces larves de *Dipteres* les questions suivantes : 1° Est-ce la direction des rayons ou bien l'intensité lumineuse qui est le facteur important au point de vue phototropique ? Il est évident que les deux sont importants, dit-il. La direction de l'animal est prédéterminée par la direction des rayons, mais influencée par l'intensité lumineuse. Ces deux facteurs sont d'ailleurs pratiquement inséparables. Toutefois, il y a lieu de tenir compte d'un troisième facteur souvent inaperçu et qui est une cause d'erreurs dans l'appréciation du Phototropisme, c'est ce que Herms nomme les *after-effects* de la stimulation lumineuse : pendant 15-20 secondes après que la lumière a été supprimée, la larve continue le mouvement reçu, en vertu d'une sorte de vitesse acquise. 2° Comment l'animal s'oriente-t-il à la lumière ? L'auteur rappelle les théories de Loeb et de Jennings celle de Holmes aussi qui dit : D'un nombre de mouvements de hasard dans toutes les directions, ceux-là seuls sont suivis par l'animal qui le portent hors d'une stiuation indésirable. Lui, Herms est d'avis que l'orientation des larves se fait de diverses manières selon les cas : en lumière faiblement intense, les larves s'orientent par méthode indirecte (Essai et Erreur) ; en lumière très intense, par méthode directe. Il y a d'ailleurs transition insensible d'une méthode à l'autre. Néanmoins l'auteur conclut que la locomotion de ces animaux à l'opposé de la source lumineuse est gouvernée par l'influence d'une stimulation symétrique sur leur corps bilatéral : c'est exactement un Tropisme. Cependant il faut reconnaître que ce Phototropisme négatif est hautement adaptatif. En effet,

les œufs sont déposés par les femelles adultes sur des animaux morts. Or, ces cadavres à la lumière, sont exposées à se décomposer rapidement, mettant les jeunes larves en grand danger ou d'être mangées par les oiseaux ou desséchées par le soleil. Leur Phototropisme négatif compense ces périls et tend à assurer la conservation des individus, en les éloignant pendant le jour de la surface de ces cadavres.

La théorie lœbienne du Galvanotropisme vaut selon GARREY (**111**) pour le Phototropisme. D'après LŒB, la cause de l'orientation galvanotropique est l'action directe du courant sur les muscles : les fléchisseurs se contractent du côté anodal et se relachent du côté cathodal. Il prend comme preuve les *Diptères*. Ces insectes sont phototropiques positifs. Sous un éclairage symétrique, ils demeurent symétriques, quelle que soit l'intensité lumineuse. Un éclairage dissymétrique produit une dissymétrie dans l'attitude. Si l'œil gauche est noirci, il y a contraction à droite, mouvements de manège du côté droit à rayons d'autant plus courts que la différence d'éclairement des deux yeux est plus grande. Si les deux yeux sont noircis à la partie supérieure, l'animal va droit devant lui, tête fléchie. Si les deux yeux sont noircis à la partie inférieure, l'animal a une tendance à monter, et s'il vole, fait le « looping the loop » sur le dos. Si enfin l'animal meurt, un de ses côtés seulement étant éclairé, ce côté a plus de rigidité cadavérique que le côté sombre. D'où GARREY conclut à l'action de la lumière sur les muscles par l'intermédiaire de réactions photochimiques déterminant la production de substances convulsivantes des muscles.

Le travail de DOLLEY (**81**) sur le papillon *Vanessa antiopa* est particulièrement intéressant parce qu'il contient une bibliographie considérable et parce que ses expériences, pour purement artificielles qu'elles soient, je veux dire non faites sur la nature, tendent à éclaircir le problème du comportement de ces animaux. Ces expériences se groupent sous trois titres :

1° Insectes dont l'œil a été noirci ou enlevé.

PARKER (**237**) a trouvé que *Vanessa antiopa* est phototropique positive. Quand l'animal a été éborgné, il a des mouvements de manège, l'œil normal tourné vers le centre. HOLMES (**126-128**) et BRUNDIN (**51**) ont observé que quand l'insecte est privé d'un de ses yeux, s'il est phototropique positif, il a des mouvements de manège du côté fonctionnel, et s'il est phototropique négatif, des mouvements de manège du côté blessé. Leurs observations ont porté sur de nombreuses mouches, des coléoptères, des lépidoptères, un amphipode. Pourtant HOLMES (**130**) remarque que *Vanessa antiopa* tourne

fréquemment du côté de l'œil fonctionnel et BRUNDIN (**51**) que l'Amphipode *Orchestia traskiana* tourne aussi souvent du côté de l'œil supprimé que de l'autre.

RADL (**266**) signale qu'un *Hydrophile* éborgné se livre à des mouvements de manège du côté de l'œil noirci. HADLEY (**119**) ayant brulé avec une aiguille rougie au feu la surface d'un œil de larve de Homard, fait les constatations suivantes : Il y a production de rotations rapides (150 tours à la minute) sur l'axe longitudinal du corps dans une direction déterminée, et progression en mouvement de manège vers le côté blessé, bien que le signe phototropique de l'animal varie selon le stade de son développement. Mais cela vient peut-être de la douleur ressentie, car MAST (**201**) a observé que les *Planaires*, après ablation d'un œil, tournent continuellement du côté blessé quand la blessure est fraîche et marquent une tendance à tourner du côté opposé quand elle est cicatrisée. RADL (**267**) constate que la destruction d'un œil n'entraîne pas toujours des mouvements de manège.

Ainsi *Calliphora vomitoria* en demeure inaffectée et *Musca domestica* qui de temps en temps, après cette blessure, fait des mouvements de manège, peut aussi aller en ligne droite à de grandes distances. Et CARPENTER (**58**) a noté que *Drosophila ampelophila*, dans le même état, ne produit ces mouvements de manège qu'exceptionnellement quand elle est fatiguée.

Il a de plus été trouvé (voir le travail de HOLMES cité plus haut, **128**) que quelques animaux, comme *Ranatra*, qui font des mouvements de manège après annihilation d'un œil, modifient leur comportement après un certain nombre d'expériences. Cette constatation vérifiée aussi sur *Nototecta* montre que ces animaux se dirigent alors vers la source lumineuse par le plus court chemin.

BRUNDIN (**51**) fait la même observation sur *Orchestia traskiana*, avec cette seule différence que l'animal éborgné tourne d'abord en cercles du côté de l'œil anormal. Pourtant RADL (**266**) constate que *Hydrophilus* éborgné ne reprend jamais la ligne droite et, après plusieurs semaines, se courbe toujours du côté blessé. De même la mouche *Dexia carinifrons*.

2° Insectes dont l'antenne a été enlevée.

KELLOG (**156**) enlève l'antenne gauche d'un papillon mâle de *ver à soie* et constate que l'animal placé à 3 ou 4 pouces de la femelle tourne énergiquement en spirales planes répétées autour d'elle, vers la droite, de façon à s'en rapprocher. Les mâles qui ont l'antenne droite coupée tournent vers la gauche.

Barrows (**13**) coupe le segment terminal d'une antenne de quelques mouches d'arbres fruitiers, *Drosophila ampelophila*, puis les garde 24 heures sans nourriture, après quoi il les place au voisinage d'une banane fermentée. Les animaux se meuvent en mouvements de manège vers le côté de l'antenne blessée, presque dans tous les cas ; exceptionnellement, il y a déviation du côté opposé.

3° Insectes dont une partie du cerveau ou de l'oreille interne a été enlevée ou blessée.

Dans ce cas, l'animal se livre aussi à des mouvements de manège. Mais il y a une grande diversité dans les résultats obtenus. En général, les animaux à Phototropisme positif tournent vers le côté sain, les animaux à Phototropisme négatif vers le côté blessé. Il y a pourtant des exceptions. Ce manque d'harmonie tient peut-être, observe Dolley, à ce que les sources de lumière ne sont pas les mêmes dans toutes les expériences. En fait, quand une seule source de lumière est employée sur le plan horizontal de l'animal, il n'y a pas mouvements de manège : les animaux vont directement à la lumière. Si au contraire la lumière est peu précise comme source, diffuse, il y a mouvements de manège. Exception pour *Musca domestica* et *Calliphora vomitoria*.

Ces mouvements de manège sont considérés comme très importants par quelques auteurs pour éclaircir la nature du processus d'orientation.

Holmes (**130**) estime qu'ils indiquent une connection directe ou indirecte entre les impulsions données par la lumière aux deux yeux et la tension des muscles des pattes des deux côtés du corps, à travers le cerveau et les nerfs : c'est un processus mécanique. Pour expliquer le comportement de *Ranatra* et de *Notonecta*, qui, éborgnées, se conduisent comme si elles avaient leurs deux yeux, il dit : Jusqu'à un certain point, le Phototropisme peut tomber sous le type de comportement de la douleur et du plaisir. De ces animaux peuvent poursuivre la lumière à la façon d'un objet intéressant, comme le feraient des êtres élevés en organisation. Brundin (**51**) accepte cette conclusion et F. Carpentier (**58**) écrit « qu'il est clair que la Théorie des Tropismes, avec sa supposition d'une action locale d'un stimumus sur le côté du corps exposé à son effet, ne fournit pas une explication complète des réactions obtenues. La réaction de plaisir ou de douleur apparaît comme pouvant inhiber ou dominer la réaction tropique » (p. 486).

Radl et Parker adoptent sans plus la théorie tropistique et Barrows estime qu'elle peut seule expliquer les mouvements de manège. Quant à Bohn, nous avons vu ce qu'il pensait sur ce sujet, et que, pour lui, le mouvement de manège est un critérium des Tropismes.

Dolley (**81**), après une étude très poussée de *Vanessa antiopa* donne ses conclusions. Ce papillon est phototropique positif mais, en lumière solaire directe, il se pose, la tête à l'opposé de la source lumineuse. Quand il est placé sous un rayon horizontal, face à la lumière, et qu'un de ses yeux a été noirci, il a des mouvements du côté de l'œil normal : habituellement, il traverse le rayon en diagonale jusqu'à la limite du rayon ou un peu au-delà, puis, obliquant du côté de l'œil noirci, il se meut directement vers la source lumineuse. L'angle que forme le papillon, avant de se diriger vers le bord du rayon, est variable d'un individu à l'autre, et dans le même individu, et absolument indépendant de l'intensité lumineuse. En lumière diffuse, le papillon éborgné a des mouvements de manège vers le côté de l'œil normal et les continue sans progrès. Plus forte est la lumière diffuse, plus larges sont les circonférences du mouvement de manège, ce qui n'est pas en accord avec la théorie lœbienne de « l'action continue ». Si l'intensité de la lumière diffuse est très basse, *Vanessa* à œil noirci ne dévie pas dans sa marche et si elle est encore abaissée, l'animal se meut en cercle du côté de l'œil aveuglé. Il y a modifications de comportement par répétition d'expériences : décroissement dans le nombre des mouvements de manège, décroissement dans les angles de déviation, accroissement de rapidité à s'orienter pour rejoindre le bord du rayon. Quand un papillon borgne est orienté dans un rayon lumineux, si l'intensité lumineuse est brusquement changée, en cas d'accroissement d'intensité, il y a d'ordinaire accroissement de l'angle de déviation, et en cas de diminution d'intensité, décroissement de l'angle de déviation. Si, quand l'animal éborgné se meut vers une source de lumière, la direction des rayons est changée de façon que la lumière le frappe du côté aveuglé, le papillon change sa direction et se tourne vers la source lumineuse. Si la lumière est alors reportée sur l'autre côté de son corps, il change de nouveau sa direction pour aller vers la source lumineuse. Ceci contredit la théorie de « l'action continue ».

Dans l'ombre la *Vanesse* borgne tourne en cercle vers le côté de l'œil aveugle. Dans la lumière, elle tourne en cercle du côté de l'œil voyant. Tous ces faits prouvent, selon Dolley, que l'orientation de *Vanessa antiopa* n'est pas pleinement dépendante de l'intensité relative des lumières sur les deux yeux.

Le même auteur a réexposé dans un second travail (**82**) le désaccord du comportement de *Vanessa* et de la théorie de « l'action continue » formulée par Lœb.

Gross (**117**) examine le Chromotropisme de quelques *Insectes* et trouve que les larves de *Calliphora erythrocephala* et de *Zenzera pyrina*

et les adultes de *Calliphora*, *Drosophila ampolophila* et *Feltia subgothica* répondent aux quatre couleurs du spectre : bleu, vert, jaune et rouge. Les couleurs, dans l'ordre de leur action stimulante, sont, sur les larves de *Calliphora*, vert, bleu, jaune, rouge; sur les larves de *Zenzera* et les adultes de *Calliphora* et de *Drosophila :* bleu, vert, jaune, rouge. L'action stimulante des rayons est indépendante de leur intensité et varie d'un animal à l'autre, et chez le même animal selon l'âge.

Les rayons les plus réfrangibles du spectre ne sont pas toujours les plus stimulants. *Periplaneta americana* répond au bleu, vert, jaune, mais reste indifférente au rouge. Elle est chromotropique positive pour le bleu, chromotropique négative pour le vert et le jaune.

Patten (**244**) constate que le large champ de variabilité individuelle dans les réponses à la lumière de *Calliphora erythrocephala* rend de peu de valeur les résultats obtenus sur des individus pris au hasard et qu'il est nécessaire, pour obtenir des résultats appréciables dans l'étude de ces réactions, d'établir une « standardization test » en vue de n'employer pour les expériences que les animaux qui montrent un degré uniforme de sensibilité photique.

Quand elles sont placées entre deux lumières d'égale intensité, les larves standardizées de *Calliphora* dévient de 0,09° de la perpendiculaire à la ligne joignant les deux sources lumineuses. Quand elles sont placées entre deux lumières d'inégale intensité, elles dévient vers la plus faible lumière, et ceci, d'autant plus que la différence d'intensité des deux sources est plus forte. Sous une seule lumière horizontale, les changements de position dûs aux balancements de la tête, caractéristique de la locomotion, produisent des changements dans l'intensité de la lumière agissant sur le pôle antérieur sensitif de la larve. Ces changements sont dûs, dans une large mesure, à l'ombre portée par le propre corps de l'animal. Un changement brusque d'intensité lumineuse sur les surfaces sensitives produit un réflexe vers un côté physiologiquement défini : le côté sur lequel les muscles sont passivement tendus. La répétition de ce réflexe arrête automatiquement le mouvement vers la lumière. Sous des rayons horizontaux provenant de deux sources, le balancement de la tête ne produit pas de changements dans l'intensité de la lumière sur le pôle antérieur. La portée de l'orientation dépend du degré de la stimulation reçue par les aires sensorielles symétriquement localisées.

La réponse orientée de la larve de *Calliphora* dépend largement de l'effet stimulant de l'intensité lumineuse constante. La réaction à la lumière de constante intensité suit la loi de Bunsen-Roscœ. L'orientation est le résultat de l'action, en connexion avec la *Photokinèse*, de

certains facteurs qui notifient l'action de la lumière sur l'organisme et indirectement distribuent ses effets. Les facteurs du *phototactisme* sont :

1° Une distribution du stimulant dans le champ, telle qu'un changement dans la position axiale de l'animal entraîne un changement dans la distribution ou l'intensité du stimulant agissant sur l'animal ou ses surfaces sensitives ;

2° La présence dans l'organisme d'un mécanisme adapté à la réception d'une stimulation différentielle et un appareil transmetteur et moteur qui produise des mouvements locomoteurs définis proportionnels à l'intensité de la stimulation.

Les mots de *photokinèse* et *phototactisme* employés par PATTEN demandent une définition que lui-même nous donne. Parmi les organismes affectés par la lumière, dit-il, il y a deux types de réponses : la lumière, soit constante, soit brusque, agit comme un stimulus à l'activité de l'animal, sans effet directif sur la position et sa locomotion : c'est ce que l'auteur appelle de la *photokinèse*. Ou bien, la lumière produit une orientation définie et une locomotion vers ou à l'opposé de la source lumineuse : c'est du *phototactisme*. En fait, PATTEN ne voit là qu'un seul phénomène plus ou moins développé : la réponse fondamentale au stimulus lumineux est cinétique, et il peut s'y superposer une réaction orientante que d'ailleurs on ne rencontre jamais sans la réaction cinétique. Disons que la réaction orientante est la réaction cinétique avec quelque chose de plus. Ce quelque chose provient de l'association de la réponse avec une structure organique spécifique qui localise la réaction. Comme résultat, les mouvements se réduisent à la locomotion dans une direction plus ou moins définie.

OSTWALD croit que les réactions phototropiques sont liées à des phénomènes respiratoires. Pour s'en rendre compte, il étudie l'influence de la lumière sur les ferments oxydants, agents de la respiration des tissus (**234**).

Il observe d'abord les rapports de la lumière et de l'extrait de catalase provenant de *Dysticus*, *Hydophylus* et *Porthesia chrysorrhaea*. La lumière détruit rapidement la catalase. Si ces animaux ont vécu en lumière, il y a une grande perte de catalase. Si ces animaux étaient dans l'obscurité, il y a augmentation, puis perte de catalase.

Le peroxydase lui donne les résultats suivants : une lumière faible empêche l'augmentation de ce ferment qui a lieu normalement en présence de l'oxygène. Quand la lumière a duré un certain temps ou que son intensité augmente, l'action négative de la lumière devient positive. Sur des animaux vivants éclairés, le peroxydase est augmenté

dans la même proportion que la catalase est détruite. Les animaux à Phototropisme positif ont plus de catalase et moins de peroxydase que les animaux à Phototropisme négatif.

Il semble donc qu'entre la respiration tissulaire et les réactions phototropiques il y ait une relation étroite. Chez les jeunes *Chenilles* soumises à un éclairement prolongé de plusieurs jours, il y a accumulation de catalase et mort s'ensuit. Donc, le Phototropisme a une importance vitale. Il est possible que le système nerveux et particulièrement les organes photosensibles aient une action régulatrice sur ces phénomènes photochimiques.

Dans un autre travail (**233**), Ostwald étudie le rôle de la viscocité du milieu sur les mouvements natatoires des organismes inférieurs et spécialement l'action de ce facteur dans les phénomènes phototropiques et géotropiques des *Paramécies*.

Cette action se manifeste dans les phénomènes phototropiques liés étroitement aux variations thermiques du milieu. L'eau additionnée de gelée de coings, par exemple, modifie les réactions à la lumière des *Daphnies* qui, de phototropiques positifs, deviennent phototropiques négatifs.

Cette action n'est pas de nature chimique car une des substances est d'origine végétale et l'autre d'origine animale, l'une est acide et l'autre alcaline. L'addition de la substance visqueuse à l'eau a donc hâté l'inversion du phénomène phototropique chez les *Daphnies* et par conséquent leur sensibilité à la lumière. Cette « sensibilité mécanique » pourra peut-être faire découvrir des réactions phototrophiques chez des animaux en apparence indifférente à la lumière. Remarquer toutefois qu'une addition exagérée de substance visqueuse fait disparaître l'effet obtenu avec une substance ajoutée en quantité modérée.

## Entéropneustes

La photosensivité des *Entéropneustes* a été assez peu étudiée, à cause sans doute, remarque Crozier qui a fait cette étude, de la grande difficulté de se procurer de ces animaux et de les conserver en bon état. Crozier constate que *Ptychodera bahamensis Spengel* (**70**) est phototrophique négative. Cet animal s'oriente à l'opposé de la lumière d'une manière absolument mécanique : placé dans une chambre noire sur laquelle on fait tomber par un miroir un rayon de soleil qui l'atteint, il tourne sa trompe à l'opposé de la lumière et rampe dans cette direction ; éclairé de côté, il tourne vivement sa trompe vers le côté opposé sans aucune hésitation ni erreur. Même les morceaux d'un

de ces Entéropneustes fragmenté se comportent de la même façon : la partie caudale s'éloigne de la lumière la queue en avant. Même privé de son collier nerveux, le reste du corps étant intact, l'animal reste phototropique négatif. Tous les Entéropneustes peuvent produire une lumière verdâtre de toutes les parties de leurs corps excepté les ouïes. Or, la lumière a, sur eux, en plus de son stimulus orientant, un effet inhibitoire de cette phosphorescence. L'animal n'a pas d'yeux : l'extrémité de sa trompe est la partie de son corps la plus sensible à la lumière, mais tout le reste de sa surface est capable de stimulation par la lumière. Le collier nerveux n'est pas nécessaire pour les mouvements coordonnés d'orientation ni pour l'action inhibante de la lumière sur la production de la phosphorescence.

**Poissons**

*Amblyopsis speloeus*. — C'est un poisson aveugle quand il est adulte (toutefois, le jeune possède un œil rudimentaire). Payne (**246**) constate que cet animal présente un Phototropisme négatif très net. Encore que la réaction à la lumière soit plus accusée chez le jeune que chez l'adulte, l'œil ne semble y être pour rien, car quand il est extirpé, la sensibilité d'*Amblyopsis* persiste. Elle ne dépend pas d'ailleurs de la partie du corps qui est éclairée. N'importe quel point subissant l'éclairement produit la réaction phototropique qui d'ailleurs augmente avec l'intensité de lumière. L'animal est en même temps géotropique positif et ce Géotropisme positif se manifeste même si on le met en conflit avec le Phototropisme négatif.

**Reptiles**

Parker a étudié l'influence de la lumière et de la chaleur sur le changement de couleur de certains *Lézards* (**240**). Il opère sur *Phrynosoma Blainvillei*, un lézard américain qu'il a pu difficilement se procurer et donc il avoue qu'il n'a examiné qu'un seul exemplaire.

Ce lézard porte dans la partie profonde du derme des cellules à pigments (des mélanophores) dont les prolongements s'étendent entre les particules de guanine, en une riche arborisation. Quand ces prolongements sont remplis de pigments, ils forment une couverture opaque qui empêche les reflets de la guanine : à cette migration des pigments correspond donc une couleur sombre de la peau de l'animal. Si au contraire, les pigments émigrent vers le corps des cellules, la couleur claire du lézard réapparaît.

Or, les mouvements des pigments sont déterminés par des facteurs externes, et en particulier par des différences d'éclairement : l'absence du lumière favorise leur migration proximale qui occasionne la couleur claire, et la lumière leur mouvement distal qui aboutit à la couleur sombre. A ce titre le phénomène peut être considéré comme du Phototropisme cellulaire et donc, mérite d'être signalé ici.

Parker note que, entre 15 et 32°, la lumière est le stimulus le plus effectif sur le changement de couleur de *Phrynosoma Blainvillei*, et a observé que les changements en sombre sont plus rapides que les changements en clair.

**Batraciens**

Graber (**114**) observait, dès 1884, que lorsque des *Rana esculenta* se trouvaient dans une boîte dont une moitié était éclairée et l'autre sombre, elles se placaient dans la proportion de trois dans l'ombre pour deux à la lumière, ce qu'il interprétait comme du Phototropisme négatif.

Lœb (**167**) interprétait de même façon ce phénomène. Mais Plateau (**256**) trouva que dans des specimens de *Rana temporaria* sont dans une boîte sombre éclairée à une extrémité par la lumière du jour, elles se portaient vers ce côté éclairé. Donc *Rana temporaria* semble phototropique positive.

Parker étudie *Rana pipiens Schreber* (**236**). Il met des grenouilles dans une chambre noire éclairée par cinq lampes Nernst de chacune vingt-cinq bougies. A son avis cette lumière est celle qui se rapproche le plus de la lumière du jour. Les grenouilles reçoivent perpendiculairement les rayons lumineux. Elles se dirigent vers la source de lumière. Avec de basses intensités, la réaction est nulle ou très lente, mais l'orientation est toujours la même, vers la source lumineuse. Si elles cessent de remuer et qu'on les excite *a tergo*, c'est vers la source de lumière qu'elles sautent.

Et elles sautent encore vers le même point sous l'influence d'une très forte intensité lumineuse, insupportable à l'œil humain. Donc, dans les conditions ordinaires, *Rana pipiens* est phototropique positive.

De quelle partie de leur corps dépend leur Phototropisme ? Il est naturel de penser que c'est de leurs yeux, mais on peut supposer aussi que leur peau ou les organes nerveux centraux internes ne sont pas insensibles à l'effet de la lumière.

Parker couvre entièrement les grenouilles en expériences avec la peau d'autres grenouilles plus grosses. L'animal ainsi traité répond

par du Phototropisme positif encore, quoique plus lentement qu'à l'état normal. Si cette peau morte couvre les yeux, pas de réaction.

Pour étudier l'effet des rayons lumineux sur la peau de la grenouille l'auteur en aveugle quelques unes. En une dizaine de minutes, elles s'orientent vers la lumière et sautent dans sa direction. Donc la peau joue un rôle dans le phénomène phototropique. PARKER remarque que leur comportement ressemble à celui des Planaires, phototropiques elles aussi, avec ou sans yeux.

Il observe enfin par des expériences analogues que le système nerveux central n'est pour rien dans le Phototropisme de *Rana pipiens*.

PEARSE (**250**) donne, sur la question des réactions des *Amphibiens* à la lumière, une bibliographie nourrie dont voici les traits essentiels.

Les Amphibiens réagissent à la lumière par réponse motrice.

CONFIGLIACHI et RUSCONI (**66**) ont remarqué les premiers que la Salamandre cavernicole *Proteus anguinus* s'agite sans arrêt quand elle est exposée à la lumière. La réponse à la lumière a été ensuite observée par GRABER (**113-114**) et WILLEM (**312**) pour le *Triton*, par COPE (**67**) et REESE (**270**) pour *Necturus*, par REESE (**270**) et SMITH (B. G.) (**285**) pour *Cryptobranchus*, JORDAN (E. O.) (**153**) pour *Diemyctylus*, par BANTA et MC ATEE (**12**) pour *Spelerpes*, par KUHNE (**162**), LŒB (**167**) PARKER (**236**), TORELLE (**295**), YERKES (R. M.) (**317-318**), DICKERSON (**79**), HOLMES (**131**) et COLE (**62**) pour la *Grenouille*, par COLE (**62**) pour *Acris*, et GRABER (**114**) pour *Bufo*.

Beaucoup d'*Amphibiens* montrent une tendance marquée à orienter leur corps et à se mouvoir vers ou à l'opposé de la source lumineuse.

Du Phototropisme positif a été trouvé à *Rana* par HOLMES, DICKERSON, TORELLE, PARKER, COLE et PLATEAU (**256**), à *Acris* par COLE, à *Bufo* par PLATEAU. Du Phototropisme négatif a été trouvé à *Proteus anguinus* par CONFIGLIACHI et RUSCONI, et DUBOIS (**86**) à *Necturus* par COPE, REESE et SMITH (B. G.), à *Spelerpes* par BANTA et MC ATEE, à *Rana* par LŒB.

Quelques *Amphibiens* montrent une tendance à se tenir au repos dans l'ombre, même quand ils sont phototropiques positifs comme la *Grenouille* qui, selon TORELLE, arrivée dans l'ombre, s'y arrête, la tête tournée vers la lumière, et le *Triton*, la *Grenouille* et le *Crapaud* qui, selon Graber, ont le même comportement.

Les yeux ne sont pas nécessaires pour que se produisent les réactions lumineuses, la peau peut les manifester.

CONFIGLIACHI et RUSCONI ont observé que l'aveugle *Proteus* ressentait les effets de la lumière, donc par la peau, mais KOHL (**160**)

remarque que quoique les yeux de ces espèces soient rudimentaires, ils peuvent cependant être des organes photorécepteurs.

C'est Dubois (**86**) qui montra que les réactions photosensives de *Proteus* ont lieu par la peau seule, et ceci en constatant qu'un animal ayant les yeux noircis et dont le bout de la queue seule est exposée à la lumière réagit. De même Graber observa que le *Triton* dont les yeux avaient été enlevés et les orbites remplies de cire noire réagissait phototropiquement. Parker pour *Rana* et Cole pour *Acris* firent des constatations semblables : ils sont phototropiques positifs avec ou sans yeux. Reese trouva qu'il suffit d'éclairer le bout de la queue de *Cryptobranchus* ou de *Necturus* pour que ces animaux se mettent hors de l'aire lumineuse.

Les réactions produites par la stimulation des yeux et celles de la peau sont identiques.

Parker (**236**) signala que les *Grenouilles* chez qui la peau est recouverte mais dont les yeux sont exposés à la lumière, sont phototropiques positifs comme les individus dont les yeux ont été enlevés, Torelle que les *Grenouilles* éborgnées vont vers la lumière selon un angle ou font un mouvement de manège, l'œil normal tourné vers le centre.

Le Phototropisme positif des *Amphibiens* est apparemment une réaction vers une plus grande surface illuminée.

Plateau observa que *Rana* et *Bufo*, placés dans une boîte à deux ouvertures vont vers la plus large ouverture même si elle est fermée d'un grille, Cole que *Acris* mis entre deux lumières égales d'intensité et de qualité mais de surfaces différentes, va vers la plus large, à moins qu'il n'ait le nerf optique sectionné, auquel cas il va aussi souvent vers une source lumineuse que vers l'autre. Torelle montra que la direction de l'éclairement ne donne pas de variations dans les réponses photiques chez *Rana*, et Reese a fait la même observation pour *Cryptobranchus* et *Necturus*. Torelle remarque aussi qu'une *grenouille* dans une boîte ouverte par le haut, pointe sa tête vers l'ouverture, et il suppose que cette attitude est en relation avec la direction des rayons. Pearse fait justement observer que c'est peut-être seulement parce que l'ouverture est le seul endroit par où la Grenouille puisse s'échapper et que la conclusion de Torelle n'aurait quelque valeur que pour une Grenouille aveugle.

Les rayons violets du spectre semblent plus actidé comme producteurs de réactions photiques et les rayons du côté du rouge sont voisins comme effet de l'effet produit par l'ombre.

Graber constate le fait que les *Tritons* et les *Grenouilles* et les

*Crapauds*, voyants ou aveugles, ne s'arrêtent pas dans les couleurs voisines du violet quand il y a une égale opportunité de demeurer dans l'extrémité opposée du spectre et précise que ce comportement n'est pas dû à la température. Lœb (**167**) qui estime *Rana* phototropique négatif, établit que les rayons les moins réfrangibles ne produisent pas aussi bien les réactions lumineuses que les rayons plus réfrangibles. Torelle montre que la *Grenouille* a un Phototropisme positif plus marqué pour le bleu que pour le rouge, le jaune ou le vert. Reese fait l'observation que le bleu affecte phototropiquement le plus *Necturus* et *Cryptobranchus*. Yerkes suggère que la *Grenouille* peut distinguer entre rouge et blanc, mais il remarque que ce n'est peut-être qu'une affaire d'intensités lumineuses. Holmes (**131**) résume la question en disant que si les *Grenouilles* sont en situation d'aller vers une des deux couleurs d'égale intensité, elles se meuvent vers la couleur la plus proche du violet.

Les réactions phototropiques des *Amphibiens* ne sont pas dues, semble-t-il, à la stimulation directe du système nerveux central par la lumière.

Parker (**236**) trouve que les Grenouilles aveugles sont phototropiques positives quand il n'y a qu'une partie de leur corps éclairée de telle façon que le système nerveux central soit dans l'ombre. Dubois a la même conclusion pour *Proteus* et Reese pour *Cryptobranchus* et *Necturus*.

Des facteurs divers, internes et externes, peuvent influencer les réponses des Amphibiens à la lumière. Ce sont : *l'époque de la reproduction*. E.-O. Jordan (**153**) constate qu'à ce moment, *Diemyctylus* devient de phototropique positif, phototropique négatif. B.-G. Smith (**285**) fait la même observation pour *Cryptobranchus*.

*La température*. — Torelle signale que le Phototropisme positif de la *Grenouille* croît avec la température : au-dessus de 30° C. l'animal est indifférent à la lumière, au-dessous de 8° C., il est phototropique négatif.

*Une stimulation antécédente*. — Configliachi et Rusconi remarquent qu'après que *Proteus* a été exposé à la lumière pendant un certain temps, sa faculté de réaction à ce stimulus décroît. Reese a fait la même observation pour *Cryptobranchus* et *Necturus*. Toutefois, Torelle ne trouve pas de changement de réaction phototropique chez la *Grenouille* après de 5 à 8 heures d'exposition à la lumière.

*Le Stéréotropisme*. — Eigenmann et Denny (**91**) attribuent la présence de *Typhotriton* dans les cavernes au Stéréotropisme plutôt qu'au

Phototropisme négatif. Torelle constate que la *Grenouille* est très stéréotropique au-dessous de 8° C. Banta et Mcatee disent que les larves de *Salamandre* cavernicole sont plus responsives que les adultes, les jeunes larves plus que les vieilles.

*Le milieu ambiant.* — Torelle n'observe aucune influence du milieu chez les *Grenouilles* : elles gardent le même Phototropisme sous l'eau et dans l'air.

Pearse (250) a, pour son compte, fait les observations suivantes :

Les Amphibiens suivants sont phototropiques positifs : *Dicamptylus viridescens*, *Rana clamata*, *R. palustris*, *Bufo fowleri*, *B. americanus*. Les suivants sont phototropiques négatifs : *Necturus maculosus*, *Cryptobranchus alleghaniensis*, *Amblystoma punctatum*, *Plethodon cinereus erythronotus*.

La plupart de ces espèces donnent une réponse phototropique qui est semblable à celle des individus normaux. Les réactions phototropiques des *Amphibiens* sans yeux ne sont pas dues à des stimulations directes du système nerveux central ou de la terminaison des nerfs optiques par la lumière, mais à l'action de la peau comme photorécepteur. Une stimulation mecanique ne change pas le caractère des réactions phototropiques bien qu'elle les rende plus évidentes en activant la locomotion. Les *Crapauds* stimulés par la lumière par leurs seuls yeux réagissent de même façon que les individus stimulés par la peau ou par les deux, peau et yeux. Les mouvements des crapauds sans yeux stimulés unilatéralement par la lumière d'en-haut se produisent vers le côté stimulé. Ceux qui sont stimulés par un seul œil par la lumière de face ne vont pas vers la lumière mais tournent vers le côté éclairé. Les réactions phototropiques sont donc dues aux différences d'intensité lumineuse sur les deux côtés du corps et la direction des rayons est ineffective. Quand les yeux ont été enlevés, *Cryptobranchus* et *Necturus* répondent mieux par l'éclairement de la queue, mais la peau du *Crapaud* est apparemment d'égale sensibilité sur tout le corps. Un éclairement ou un obscurcissement prolongé n'a pas d'effet sur la nature de la réponse phototropique du *Crapaud*. *Cryptobranchus* est fortement photokinétique mais d'autres Amphibiens ne le sont pas. La lumière bleue n'est pas la plus effective sur des *Amphibiens* sans yeux. Un décroissement d'intensité lumineuse produit un nombre correspondant plus petit de réponses phototropiques et un accroissement du nombre des réponses indifférentes. Les réponses phototropiques des *Crapauds* sans yeux ne sont pas dues à la stimulation des organes recevant la chaleur de la peau. La thermo et la photoréception sont des processus séparés, et la première n'augmente pas visiblement les réactions tropiques.

Pearse termine son travail en exposant le comportement d'*Amphibiens* qu'il a blessé en diverses parties du système nerveux central. Il en conclut que l'ultime contrôle des réactions phototropiques se trouve dans le cerveau et par conséquent dans la partie antérieure à la corde spinale.

Laurens (**164**) entreprend son étude sur les réactions des *Amphibiens* aux lumières monochromes d'égale intensité. Son but est de rechercher si ces animaux montrent de la sensibilité aux lumières de différentes longueurs d'ondes à l'exclusion de la valeur de leur intensité, et dans le cas où cette sensibilité existe, si elle a son siège dans l'œil ou dans la peau, ou dans les deux.

Il trouve que la sensibilité aux différentes longueurs d'ondes est présente dans la peau du *Crapaud* aussi bien que dans ses yeux. C'est la lumière bleue qui le stimule le mieux, puis en ordre décroissant, le vert, le jaune et le rouge. La lumière rouge seule n'est pas plus effective que l'ombre, et quand elle est employée avec d'autres lumières, sa faible capacité existante est encore diminuée. La sensibilité de la peau aux différences des longueurs d'ondes est moindre que celle des yeux. En cas de lumière unique, si la peau est seule exposée, il y a plus de réponses négatives que quand les yeux seuls ou les yeux de la peau sont exposés à la lumière. Si deux lumières se contrebalancent, il y a plus de mouvements vers la moins réfrangible que quand la peau seule est exposée. Les réactions, quand l'animal entier est exposé à la lumière, montrent les influences de faibles différences dans la sensibilité des yeux et de la peau. La peau des *Crapauds* aveugles est également sensible dans toutes ses parties à un étroit rayon de lumière bleue. La distribution de capacité stimulante de plusieurs rayons lumineux ne correspond pas à leur ordre de distribution dans le spectre. Les effets de chaque lumière sont spécifiques et dûs probablement aux changements chimiques spécifiques produits par chacun. Ces effets sont une fonction des longueurs d'ondes et de l'absorption de la lumière. L'intensité de plusieurs lumières employées a pu n'avoir aucun effet spécifique sur les réactions des *Crapauds* aux différentes lumières, car chaque lumière contenait approximativement le même montant d'énergie.

Laurens a repris un peu plus tard ses recherches sur les réactions des *Amphibiens* normaux et sans yeux à la lumière (**165**). Il a observé les jeunes têtards de *Rana pipiens* et *R. sylvatica* et ceux *d'Amblystona punctatum*. Les jeunes têtards de *Rana* présentent de l'indifférence phototropique. Au même âge, ceux d'*Amblystoma* sont phototropiques positifs, qu'ils soient normaux ou aveugles. Donc la réponse ne fait

pas intervenir la sensibilité des centres nerveux supérieurs et n'intéresse que la sensibilité générale de la peau. Les larves normales deviennent claires à la lumière et sombres à l'obscurité, les aveugles claires à l'obscurité et sombres à la lumière. La sensibilité à la lumière est augmentée par un séjour préalable dans l'obscurité. Les *Amblistoma* adultes sont phototropiques négatifs.

## GÉOTROPISME

Alors que, comme nous venons de le voir, le Phototropisme a tenté un très grand nombre de Biologistes, le Géotropisme paraît les avoir laissés à peu près indifférents. Presque seuls quelques théoriciens en parlent, sans doute par nécessité de généraliser la théorie. Par contre, de nombreux Botanistes ont étudié le Géotropisme dans le monde végétal.

Nous avons signalé au passage les notes assez courtes que consacraient au Géotropisme d'animaux, à l'occasion d'autres recherches, quelques observateurs précédemment nommés. Pour s'être occupés spécialement de cette question, nous relevons les suivants :

Schwartz (**283**) a constaté le premier, en 1884, que les *Euglènes* et *Chlamydomonas* s'accumulent à la partie supérieure du vase qui les contient et que si l'on fait tourner le récipient qui les contient, ils se portent vers le centre de l'appareil : ils sont donc géotropiques négatifs.

Aderhold (**3**), reprenant ces expériences avec plus de précision dans des tubes de verre capillaires, voit les organismes se ressembler à la partie supérieure des tubes.

Werworn (**301**) ne croit pas que cette orientation verticale des *Flagellés* soit le résultat de leur irritabilité, mais due à une série de petites chutes, c'est-à-dire à l'action mécanique de la pesanteur.

Mais Massart (**195**) n'admet pas cette interprétation en désaccord avec ses expériences. Il a expérimenté avec des *Bactéries*, des *Infusoires flagellés* et *ciliés* dans des tubes étroits de 5 m/m de diamètre. Quand ces tubes sont à plat, les organismes se dirigent indifféremment vers l'une ou l'autre des extrémités ouvertes et s'y rassemblent. Dans des tubes verticaux, s'il s'agit de *Spirilles*, les uns se dirigent vers la partie supérieure du tube et si le tube est retourné, se retrouvent après plus ou moins de temps, à cette extrémité : ils sont donc géotropiques négatifs. Les autres se rassemblent toujours vers le bas, non par

l'action de la pesanteur, mais par des mouvements personnels très vifs, donc sont géotropiques positifs. Les *Flagellés* montrent *Polytoma*, du Géotropisme positif, *Chlamydomonas*, les uns du Géotropisme négatif, les autres du Géotropisme positif. Si le tube dans lequel ces organismes ont été expérimentés est brisé en son milieu et les morceaux renversés, les animaux reprennent leur position en une heure.

*Chromulina Woroniniana* flotte comme une fine poussière jaune sur la surface des pièces d'eau à la belle saison et descend au fond en hiver. A 15-20° C., ces organismes montent, tandis qu'à 5-7°, ils descendent. A remarquer qu'à 20° ils sont phototropiques positifs, et à 5° phototropiques négatifs.

Les *Ciliés* se montrent, *Anophrys sarcophaga* et *Euplotes harpa*, géotropiques négatifs, et *Vorticella nebulifera* géotropiques indifférents.

Massart tire les conclusions suivantes : Des organismes mobiles, sensibles à la pesanteur se trouvent non seulement parmi les *Flagellés*, mais encore parmi les *Bactéries* et *Infusoires ciliés*. Deux formes voisines de *Spirilles* présentent des réactions géotropiques totalement différentes. Le Géotropisme de *Chromulina woroniniana* change de signe suivant la température. Contrairement à l'opinion de Verworn, l'accumulation des organismes unicellulaires dans les couches superficielles du liquide est bien un fait d'irritabilité.

Jensen (**152**) a, lui aussi, étudié le Géotropisme chez les organismes inférieurs *Paramécies, Euglènes, Chlamydomnas, Spirostomes, Colpodes*. Selon cet auteur, l'orientation géotropique est uniquement une question de pression hydrostatique qui opère sur les différentes parties du corps jusqu'à ce que l'animal ait reçu la position d'axe correspondante. Les organismes géotropiques négatifs cherchent des places de faible pression hydrostatique. Le Géotropisme doit donc être considéré comme un phénomène vital se développant dans le sens de la conservation de l'espèce. A noter que d'autres facteurs le voilent souvent.

Jensen écrivait en 1893, avant que les idées mécaniques de Lœb n'aient pris le développement qu'elles atteignirent dans la suite.

Moore (**219**) reste lœbien en traitant des mouvements géotropiques des *Paramécies*. Toutefois il insiste sur la finalité de ces mouvements. En effet, ces animaux deviennent géotropiques positifs par abaissement de température, par défaut de nourriture, par secousses mécaniques, par concentration du milieu, et géotropiques négatifs par élévation de température, par abondance de nourriture, etc...

Donc le Géotropisme protège les *Paramécies* contre le froid,

l'apparition de la glace à la surface de l'eau, le manque de nourriture, l'agitation dans l'eau.

Esterly (**97**) observe qu'ordinairement les femelles de *Cyclops albidus* sont géotropiques positives, mais qu'après qu'elles ont été à la lumière, elles tendent à devenir géotropiques négatives dans l'ombre, et que les animaux géotropiques négatifs deviennent géotropiques positifs quand ils sont exposés à un éclairement d'en-dessous si intense que si la lumière agissait seule ils seraient phototropiques positifs.

Esterly (**99**) a aussi étudié les réactions de divers animaux du *Plankton*. Pour les Copépodes *Acartis tonsa* et *Acartis clausi*, il trouve que quand ce sont des animaux de surface, ils sont géotropiques négatifs en lumière diffuse, et géotropiques positifs à l'obscurité. Les spécimens d'eau profonde sont géotropiques positifs en lumière diffuse et dans l'obscurité quand on les expérimente aussitôt après les avoir tirés de la mer. Ces deux espèces montrent un rythme géotropique qui ne semble pas lié avec les changements externes. *Calamus finmarchicus* dans une lumière du jour diffuse faible ne montre aucune tendance à monter, mais après la chute du jour, il se produit une importante migration vers le haut dans une colonne d'eau chauffée à 8 — 9° C. *Eucalanus elongatus* a du Géotropisme positif excepté quand il est exposé à une lumière par en-dessous, auquel cas il est fortement géotropique négatif. *Labidocera triponosum* donne des résultats confus au point de vue géotropique. *Metridia lucens* montre en lumière diffuse une forte tendance au Géotropisme positif, à la température de la chambre, d'où l'on peut penser que le Géotropisme négatif s'accroit avec le froid du milieu. Dans l'ombre, ce Copépode est géotropique positif à haute température et géotropique négatif à basse température. Exposé à la lumière d'en-haut, à la température ordinaire, il montre du Géotropisme positif, et dans l'eau froide, du Géotropisme négatif. Exposé à la lumière venant d'en-bas, il présente du Géotropisme négatif à la température ordinaire et du Géotropisme positif à basse température. *Sagitta bipunctata* a du Géotropisme négatif dans l'obscurité et dans une lumière qui n'est pas trop forte. Dans une chambre à murs blancs et bien éclairés par la lumière du dehors, le Géotropisme est fortement positif. Les animaux ne descendent pas dans une eau de 10° C, excepté en petit nombre. Le mouvement ascensionnel n'est cependant pas restreint par de basses températures dans l'obscurité.

Davenport et Helen Perkins (**77**) étudient le Géotropisme de *Limax maximus*. Leurs expériences sont faites dans des conditions telles que soient éliminé, autant que faire se peut, tout autre stimulus que celui de la gravité. Ils constatent que l'animal étant placé sur un

plan dont l'angle d'orientation est de plus en plus petit, la précision de l'orientation diminue avec cet angle d'inclinaison. A tout moment, les *Limax* ont une tendance soit à monter soit à descendre, tendance d'ailleurs variable d'un individu à un autre et dans le même individu, due donc, à quelque condition interne. Cette tendance peut être voilée par des conditions externes difficiles à préciser. Pourtant l'irritabilité de contact et l'impulsion initiale de la tête semblent être les plus importantes de ces conditions.

Ce sont aussi les réactions géotropiques de *Limax maximus* qu'a étudiées Frandsen (**106**) qui a reconnu que toutes les limaces donnent une réponse géotropiqne sur plan incliné de verre : certaines sont géotropiques positives, d'autres géotropiques négatives, très peu demeurent indifférentes. Le Géotropisme de l'animal étudié ne varie guère d'un jour à l'autre. ni d'un moment à l'autre. Les fantaisies de quelques réponses d'un animal sont dues à l'influence d'autres Tropismes que le Géotropisme.

Les réponses géotropiques sur plan de verre sont dues à deux facteurs : la quantité et la qualité du mucus secrété qui est un facteur très important et les proportions relatives de la longueur des régions antérieures et postérieures du corps de l'animal. Toutes conditions égales, c'est ce facteur qui détermine si la tête sera dirigée en haut ou en bas. Si le rapport de la longueur de la région antérieure du corps et de la région postérieure est 2/3 ou plus, le mucus de bonne qualité et en quantité suffisante, la limace est géotropique positive. Si le rapport est 3/5 ou moins, en général l'animal monte et plus le rapport approche de 1/2, plus l'animal est apte à donner une réponse géotropique négative. Dans un petit nombre d'individus, chez lesquels le rapport se tient entre 2/3 et 3/5, la réponse dépend largement de la condition du mucus et de la coopération des autres facteurs. Toutes les limaces ont une tendance naturelle à se mouvoir vers la terre. Cette tendance est masquée dans les animaux géotropiques négatifs sur un plan de verre par le plus grand attrait de la pesanteur sur la région postérieure beaucoup plus large et lourde de l'animal. La tendance générale vers le bas peut varier normalement à différents moments de la journée à raison des habitudes de l'animal de demeurer caché le jour et de manger pendant la nuit.

Miss Platt (**257**) place des animaux dans des liquides plus denses qu'eux et cherche à se rendre compte de leur Géotropisme. Son but est de vérifier une opinion de Davenport d'après laquelle le Géotropisme même négatif est causé par action directe de la pesanteur sur le corps de l'animal. Elle trouve que pour *Spirostomum*, les résultats demeurent douteux, encore que ces animaux aient une tendance

générale à descendre, que chez les *Paramécies*, il y a de l'indifférence géotropique et chez les *Têtards* du Géotropisme négatif, d'où la pesanteur n'a pas d'action en cette affaire.

Pourtant Miss Platt croit à l'action de la pesanteur sur quelque organe interne analogue par exemple aux canaux semi-circulaires des animaux supérieurs, organes non influencés par la densité du milieu.

Arey et Crozier ont observé du Géotropisme négatif chez *Chiton tuberculatus*, animal intéressant en sa qualité de mollusque à morphologie primitive et pour ainsi dire schématique (**6**). Ces animaux placés sur des rochers verticaux se tiennent habituellement la tête en haut et, quand ils rampent par hasard vers le bas, ils le font en général d'une façon oblique et évitent généralement de se tenir la tête en bas.

Les mêmes auteurs ont remarqué que *Chromodoris zebra* (**7**) présente, en période de maturité sexuelle, du Géotropisme négatif.

Les autres Tropismes ont été peu étudiés. Citons cependant pour le

## STÉRÉOTROPISME

Putter (**262**) l'a observé chez les *Protozoaires* de toutes sortes en même temps que chez les *Protophytes*.

Il constate deux sortes de réactions stéréotropiques : — une expansion des pseudopodes par excitation faible et leur contraction par excitation intense, un ralentissement des cils et flagella, puis un arrêt de ces organes par Stéréotropisme ; — une production de sécrétion adhésive très nette chez les *Rhizopodes*, peu nette chez les *Flagellés*, essentielle chez les *Sporozoaires*. Chez les *Ciliés*, le Stéréotropisme positif est plus considérable que le Thermotropisme positif. Le froid ralentit le mouvement des cils, donc agit dans le même sens que le Stéréotropisme excepté chez *Stylonichia mytilus* chez qui le froid est un puissant excitant.

## THERMOTROPISME

Mendelssohn (**208**) n'hésite pas à considérer le Thermotropisme comme le plus important de tous les Tropismes à raison de la place considérable que tiennent les variations de température dans la vie des animaux. Il l'étudie chez des *Paramécies* et observe qu'elles sont très sensibles aux différences de température. Elles se portent en masse

aux points où la température est favorable, ce qui pour elles est vers 24-20° C. Au-dessous, il y a Thermotropisme positif, au-dessus, Thermotropisme négatif. Ces animaux s'accoutument à des températures élevées : ainsi, quand ils ont été maintenus à 36-38° C. pendant quelques heures, leur optimum est porté à 30-32°. De très petites différences de température de 0,02 à 0,005° C. suffisent à les influencer.

Le même auteur a repris ses expériences qu'il a publiées en 1902 (**209**). Cette fois, il a opéré sur un grand nombre d'organismes unicellulaires, animaux et plantes et spécialement sur des *Amibes*, *Infusoires*, *Ciliés* et *Flagellés*.

Il remarque que l'irritabilité thermotropique ne se manifeste qu'à une température supérieure à la température compatible avec la vie de l'animal. Elle est plus grande aux environs de l'optimum. D'autres Tropismes peuvent influencer les réactions thermotropiques, par exemple le Chimiotropisme qui le renforce ou l'entrave, le Stéréotropisme, d'ailleurs ordinairement plus faible. L'orientation thermotropique résulte d'ordinaire de l'action excitante que la différence d'intensité thermique produit sur les organes locomoteurs, cils, flagella. Il croit à l'action directe de l'irritant thermique sur l'irritabilité propre du protoplasme vivant. Bujor (**55**) dans le travail déjà cité sus *Artemia salina* dit que, dans les conditions naturelles, cet animal se tient à la surface quand la température est élevée et descend au fond quand il fait froid.

Zagorowsky (**321**) qui s'est livré à l'étude du Thermotropisme des *Paramécies* estime que la température maxima à laquelle ces animaux présentent des réactions thermotropiques est de + 55° C et la température minima, — 15° C. Jusqu'à + 32° le Thermotropisme est positif, au-delà il est négatif. La rapidité des mouvements augmente avec l'élévation de la température.

# TROISIÈME PARTIE

# LES ADVERSAIRES

Il faut bien reconnaître que la Théorie des Tropismes a séduit la plupart des Naturalistes et que l'opposition ne compte que quelques individualités.

Non point assurément que cette Théorie s'impose par les faits. Mais elle présente un intérêt puissant comme systématisation claire, explication d'aspect mathématique et définitif, satisfaisante parce qu'elle s'appuie sur la constance de lois physiques, de nature à réduire de plus en plus, jusqu'à le supprimer tout à fait, le domaine de l'Instinct plus ou moins psychologique toujours et à le ramener à un mécacisme physiologiqne ou plus exactement physico-chimique.

Cependant, quelques auteurs, en serrant de près les expériences, en évitant des interpolations qu'ils jugent hasardeuses, en se dégageant de ce qu'ils pensent être le préjugé tropistique, ont combattu cette conception.

Je ne parle pas ici des Naturalistes qui traitent les Tropismes par le mépris, sans plus, tel HACHET-SOUPLET *(La Genèse des Instincts)* qui liquide la question en ces termes par trop brefs : « Selon nous, en fait de Tropismes, LŒB n'a mis en évidence que des erreurs de l'instinct; les prétendus Tropismes ou actions directes des agents extérieurs sur la matière n'existent pas. Ce sont les rayons N de la psychologie zoologique » (p. 5).

Il s'agit seulement de savants ayant étudié le sujet dont ils parlent.

Dès 1906, HARGITT (**120**) constatait que le développement de la Théorie des Tropismes a rejeté les vues anciennes sur le comportement des animaux, dans les limbes d'un anthropomorphisme discrédité. Pourtant, il estime que la théorie lœbienne est loin d'être inattaquable en ce qui concerne *Hydroides dianthus* qu'il a étudié. LŒB, dit-il, maintient sans hésitation que le comportement de ces Annélides est gouverné par les mêmes lois que celui des plantes, à savoir, les influences fondamentales de la gravité et de la lumière.

Or, en ce qui concerne la gravité, HARGITT se dit : « unable to find any adequate confirmation of Lœb's views ». Ni dans le cas des individus, ni dans le cas des colonies, il n'y a une uniformité de position indiquant l'influence prédominante d'un facteur simple, d'une force. Quand l'animal est trouvé isolé, fixé à un support, sa position est plus ou moins inclinée, serpentante. Tantôt la bouche du tube est dans une direction, tantôt dans une direction tout à fait différente de la précédente. Quelquefois, la tête est en haut, quelquefois, la tête est en bas. Ceci est remarquablement indiqué dans les colonies : tandis que la tendance générale des tubes de la colonie est la verticalité dans la croissance, beaucoup divergent, de nombreux exemplaires descendent en sens inverse. Une colonie conservée par l'auteur pendant près de deux mois, durant lesquels les tubes ont grandi d'un demi-pouce, n'a pas montré dans cette croissance le moindre signe d'une réponse due à la gravité et, par contre, elle montrait jusqu'à l'évidence l'ajustement à des conditions favorables de respiration et de capture de la nourriture.

En ce qui concerne la lumière, LŒB maintient ses vues et a pris à partie NAGEL qui suggérait que le comportement de ces Annélides en face d'une ombre qui passe correspondait peut-être à la crainte de l'approche d'un danger. Pour LŒB, il n'y a qu'une affaire de contraction de muscles répondant à une diminution de lumière.

HARGITT s'élève contre ce sophisme de concomitance, car il a observé des sortes très différentes de réponses soi-disant phototropiques chez ces Annélides. De plus, les animaux émergent de leurs tubes aussi bien dans l'ombre qu'à la lumière, la nuit aussi bien que le jour. Et alors, dans le cas d'un Phototropisme positif produit par l'ombre, il faudrait donc admettre que la réponse est déterminée par *l'absence d'un stimulus*.

HARGITT, pour son compte, prend ce comportement pour une adaptation protectrice ; il ne s'y agit, selon lui, que de réflexes sensoriels devenus instinctifs par les menaces que de multiples générations de ces animaux eurent à redouter d'ennemis prédateurs dont l'approche produit une ombre.

## LES RECHERCHES DE A. PICTET

A. Pictet est un adversaire délibéré des Tropismes.

Dans une longue étude qu'il a faite à leur sujet (**254**), il pose d'abord quelques considérations générales que l'on peut résumer comme il suit :

Il est immédiatement visible que les Tropismes appliqués aux animaux ne s'adaptent pas à la généralité de leurs mouvements.

Il n'est pas physiologiquement prouvé qu'une action physico-chimique extérieure sur un seul côté d'un organisme animal entraîne une inégalité des activités (contractions musculaires, augmentation du volume cellulaire, réactions chimiques ou autres) par rapport à son plan de symétrie.

Dans une ambiance où les forces extérieures sont capables de se transformer au sein d'un organisme en énergie physique et chimique, un animal à maintes fois, au cours d'une journée, à s'orienter vers l'une ou l'autre de ces forces. Mais est-ce à dire que ses mouvements en soient forcément dépendants ? Dans ce cas, il risquerait, vu le nombre de ces forces agissant d'un côté et d'autre et ayant souvent des effets opposés, de demeurer cloué sur place.

Les Tropismes chez les Plantes ne s'exercent que sur des organismes fixés et en croissance. Or, la plupart des animaux où l'on veut voir des Tropismes, sauf les polypes naissants des Hydroïdes fixés, ne sont plus en croissance au moment de l'action considérée.

Que la lumière ait une action sur les cellules de la plante à travers son épiderme n'implique pas forcément qu'elle doive en avoir une semblable au travers de l'épiderme animal, constitué tout différemment. Que le tassement des particules denses de la cellule végétale vers la partie inférieure de celle-ci soit le mobile de l'orientation géotropiques des racines, cela n'implique pas davantage qu'il doive en être ainsi pour expliquer une soi-disant orientation des animaux par rapport à la pesanteur.

Si l'on veut voir une analogie entre les plantes et les animaux, que devient le système nerveux ? Les Botanistes vont-ils conclure que, puisqu'il existe chez certains animaux qui se courbent comme des plantes, ces dernières sont douées d'un système semblable ? Et chez les animaux, quel sera son rôle, en cas de Tropismes ?

D'après la Théorie tropistique, les animaux devraient avoir une orientation déterminée et pour ainsi dire schématique. Or, il est visible qu'ils varient extrêmement leur mode d'orientation, toutes circons-

tances égales d'ailleurs. PICTET expose ensuite les nombreuses expériences auxquelles il s'est livré :

## § I. — Réactions des Insectes vis-à-vis de la Lumière

A. LUMIÈRE SOLAIRE. — *Papillons.* — Un Papillon diurne, pris endormi et posé au soleil ne tarde pas à s'envoler. Un papillon nocturne, placé dans les mêmes conditions, marche sur la table et va se réendormir ailleurs. Nous constatons donc que ces deux individus, quoique voisins dans la classification zoologique, observent chacun un comportement différent par rapport à la lumière. Si, d'autre part, nous les plaçons l'un et l'autre dans des boîtes obscures, les diurnes se livrent à des vols violents, tandis que les nocturnes demeurent absolument calmes. Ainsi, l'on est obligé d'attribuer à la lumière des actes qui se produisent quand même celle-ci fait défaut.

*Chenilles de Porthesia chrysorrhaea.* — Des nids de ces Chenilles étant apportés, en décembre, dans une chambre chaude, aucune Chenille n'en sort.

Sorties de leurs nids, en janvier, et apportées dans une chambre chaude où l'on a placé à leur disposition des feuilles de rosier fraiches, elles retournent à leur nid sans toucher à la nourriture qui leur est offerte. En mars, les Chenilles sortent de leurs nids spontanément et vont manger des feuilles mises à leur portée, mais en parcourant aussi bien le côté éclairé que le côté sombre.

Certes, il est facile de reproduire les expériences de LŒB sur ces Chenilles placées dans un tube de verre, mais PICTET estime qu'il y a de la part de ce savant une erreur d'interprétation de leur comportement, car, enfermées dans un tube long et étroit, toute orientation latérale est interdite à ces Chenilles, par le fait de la limite fournie à leurs mouvements par l'exiguité de ces tubes. En second lieu, les parois lisses de celui-ci constituent un substratum anormal suffisant pour amener une désorganisation dans les mouvements habituels de ces insectes. Enfin, les Chenilles sont expérimentées à une période de diapause où elles ne prennent pas encore de nourriture. Dans ses recherches propres, au contraire, les larves restent dans des milieux qui se rapprochent de la normale. Or, dans ces conditions, nous voyons que la lumière n'exerce sur elles aucune action directrice. En fait, elles explorent parce qu'elles ont faim, au moment précis où elles peuvent trouver dans la nature des aliments convenables, et la même explo-

ration a lieu dans le cas où leur cage est recouverte d'un couvercle opaque.

*Chenilles de Vanessa.* — L'auteur renouvelle des expériences semblables aux précédentes et conclut que le Phototropisme n'intervient pas dans le comportement de ces Chenilles. Si ces insectes ont une tendance à s'orienter vers la lumière, lorsque les conditions le permettent, rien ne s'oppose à ce qu'elles aillent chercher l'ambiance favorable dans les milieux à l'ombre dès que cela devient nécessaire. Il est vrai qu'il arrive fréquemment que leurs mouvements les amènent à se trouver parfois dans la direction des rayons lumineux, mais cette direction ne les assujettit en aucune façon. L'état d'inanition ne les assujettit pas davantage à la force physico-chimique de la lumière; au contraire, cet état leur donne une plus grande activité, dans tous les sens. Il y a lieu en conséquence d'admettre que le comportement des Chenilles dans ces dernières expériences est dirigé par des actes conscients en rapport avec la recherche de nourriture.

*Vol des Insectes.* — Beaucoup d'Insectes ne volent qu'au soleil. Est-ce un phénomène phototropique ? On a fait remarquer que si le Phototropisme existe dans ce cas, rien ne devrait les empêcher de voler vers le soleil ou vers la lune. Lœb a répondu à cette objection que c'est une excitabilité chimique très prononcée qui les ramène vers la terre. En admettant que ces Insectes, dans leur vol ascendant vers le soleil, soient soumis à une action héliotropique, ce qui n'est pas prouvé, c'est cependant grâce à l'intervention de leurs organes des sens, c'est-à-dire volontairement, qu'ils échappent à cette action. L'intervention de l'abaissement de température dans les hautes sphères de l'atmosphère qui les ramènerait vers la terre paraît bien douteuse comme effet, car en montagne on voit des Papillons voler parfaitement à des altitudes élevées, aussi parfaitement que dans la plaine.

Les Insectes diurnes à l'état libre volent d'une manière générale à peu près horizontalement de fleurs en fleurs. Cependant il peut se faire que quelques-uns aient à effectuer des vols verticaux : si un Papillon rencontre un obstacle, il le franchit et redescend de l'autre côté, tout aussi bien par le côté éclairé que par le côté sombre. On constate aussi des vols descendants de Papillons qui se tiennent habituellement au sommet des arbres et viennent chercher leur nourriture à terre sans qu'on puisse remarquer que cette descente ou l'ascension consécutive soient régies par la lumière. Des mâles à la recherche de femelles accomplissent de longs trajets en ligne droite sans aucune influence de la lumière sur cette trajectoire tendue. En somme dans tous ces cas, les mobiles des mouvements sont, non point

des stimuli phototropiques, mais des actes volontaires suscités par la nécessité, l'intérêt, la recherche de la femelle, etc...

*Passage de la lumière à l'ombre.* — Ces passages brusques, ont remarqué Lœb et Bohn, sont susceptibles de renverser le sens de la réaction, produisant assez souvent une rotation de 180°. Or, nombreux sont les cas où des Insectes ont à traverser dans leur vol horizontal une zone d'ombre portée. Les Insectes ne modifient pas alors leur direction, ce qui devrait être s'ils étaient phototropiques. De même en lumière artificielle, la limite entre l'ombre et la lumière n'exerce aucune influence sur la direction suivie par l'Insecte lorsqu'il traverse cette limite.

*Cessation du vol le soir.* — La cessation du vol des Insectes diurnes, le soir, et, en général, quand le soleil se masque, est-il un fait de Phototropisme ?

Pictet ne le croit pas et pense qu'il y a là seulement un phénomène en relation avec un état de fatigue. Il a observé dans la montagne deux espèces *Lycaena icarus* et *optilete*. Dans une prairie, par suite des sommets avoisinants, le soleil disparaît en août, à six heures du soir, et cependant ces Insectes se cachent avant sa disparition, tandis que dans une autre vallée, alors que le soleil disparaît à 4 h. 1/2, ils continuent à voler dans l'ombre jusqu'à la même heure que précédemment.

*Nouvelles expériences sur des Vanesses et des Piérides.* — Quand des Papillons sont dans une boîte, que l'on ouvre cette boîte au soleil, ou par temps couvert, ou par la pluie, ou par temps ensoleillé mais à l'ombre d'un mur, le comportement est le même ; les Insectes s'envolent droit devant eux et ne dévient de leur position primitive que pour se rendre vers un arbre ou un buisson qu'ils rencontrent. Si on les prend à la main et qu'on les jette en l'air, ils continuent à voler dans la direction qu'on leur a imposée quel que soit son rapport avec les rayons solaires.

Du reste, si le soleil déterminait leur direction, nous les verrions voler chaque matin, tous, dans un sens et, chaque soir, tous, dans le sens contraire. Or, en fait, il n'en est pas ainsi et les Papillons ne s'éloignent guère de leur lieu de naissance. Quand ils opèrent des migrations en masse, ils volent plusieurs jours de suite dans la direction Nord-Sud.

Un papillon de jour qui se pose sur une fleur ou sur une surface horizontale, se place de façon que sa tête soit disposée à l'opposé du soleil et son corps parallèle à la direction des rayons lumineux. Bohn

a fait état de cette attitude pour conclure au Phototropisme. Pictet note qu'il y a de nombreuses exceptions à cette observation. Ainsi, lorsque le soleil est haut, les Papillons ne se placent pas la tête en bas. De plus, lorsque deux individus se trouvent sur la même fleur, on les voit souvent tourner constamment sur eux-mêmes et s'arrêter dans n'importe quelle position par rapport à la direction de la lumière.

*Expériences sur des Vanesses de la génération d'hiver.* — Des individus endormis par 10° et placés sur le plancher ensoleillé d'une chambre chauffée, abaissent leurs ailes horizontalement et, en général, marchent vers l'ombre. Des individus, endormis par 3°, placés dans les mêmes conditions abaissent leurs ailes et marchent devant eux jusqu'à ce qu'ils aient dépassé la limite de séparation de la lumière et de l'ombre. Ces mouvements, dit Pictet, ne sont pas le résultat d'une action tropique de la lumière, car ils se produisent quelle que soit la position du Papillon par rapport à la direction des radiations lumineuses. Nous assistons ici à une recherche volontaire du milieu indispensable (l'ombre en position de sommeil), guidée par des phénomènes ataviques ou un instinct héréditaire, en concordance avec la périodicité des saisons et pour laquelle l'action tropique n'est pas à considérer.

B. Lumière artificielle. — La lumière artificielle n'impressionne pas toujours les *Insectes diurnes*. Ainsi, on peut laisser un Papillon diurne endormi au-dessus d'une lampe électrique sans qu'il manifeste la moindre réaction. Cependant, les Papillons de jour que l'on force à voler dans une chambre éclairée artificiellement, voltigent quelque temps autour de la lampe et finissent par s'en écarter définitivement pour aller s'immobiliser dans quelque endroit obscur.

Par contre les Insectes nocturnes ont la réputation de se jeter dans la lumière : le Papillon qui se précipite dans une chandelle est de longue date proverbial. On en tire assez généralement la conclusion que l'attraction produite par les rayons lumineux doit être bien forte puisque la douleur ressentie est impuissante à l'éloigner du danger. Pictet remarque d'abord que la question de douleur ne semble pas devoir entrer en ligne de compte, car les ailes des Lépidoptères sont à peine innervées et, en second lieu, que ce n'est que le très petit nombre des Insectes nocturnes, l'exception, qui se jette vers la source lumineuse. La plupart d'entre eux reste absolument indifférente à la lumière, même en cas de projection par l'homme du Papillon contre la lampe. L'auteur a réalisé sur ce sujet 258 essais avec 37 espèces appartenant surtout aux *Noctuelles* et aux *Géomètres*. Il a constaté que le seul résultat qui se soit vérifié d'une façon générale est que le

Papillon expérimenté, à quelque espèce qu'il appartienne et quel que soit le mode qu'il ait employé pour se rendre à la lumière, finit toujours par quitter celle-ci au bout d'un instant pour aller se cacher dans quelque coin obscur. Le temps pendant lequel l'animal visite la lampe varie passablement, mais il n'est jamais bien long. Il peut donc échapper à l'action du stimulus tropistique, si c'est une pareille action qui a motivé son vol vers la lumière. De plus, dans son vol vers l'excitant, l'individu observe fréquemment des hésitations, des tâtonnements, et il refuse énergiquement de se diriger vers lui lorsqu'il l'a déjà visité.

Les expériences où les Papillons sont lâchés vis-à-vis de deux ou trois sources lumineuses d'égale puissance, et même de puissance différente, ainsi que celles où, bien que placés latéralement par rapport à l'excitant, ils ne s'orientent pas vers celui-ci, ou bien où ils quittent la lampe après l'avoir visitée, montrent que le mobile directeur n'est pas le Tropisme.

Un seul cas pourrait, à la rigueur, dépendre de la théorie de Lœb : c'est celui où l'insecte lâché juste au-dessous de la lampe, munie de son réflecteur, se dirige vers l'ampoule en un vol spiralé ascendant, dont le diamètre de spire est à peu près égal à celui du réflecteur. En effet, pendant ce vol, le côté intérieur de l'animal est légèrement plus éclairé que l'autre. Mais, outre que la différence de luminosité reçue par les deux moitiés du corps est excessivement faible, l'Insecte montre dans plusieurs cas qu'il peut échapper à la lumière, dans d'autres cas qu'il peut terminer son voyage en ligne droite ou même l'effectuer en entier en ligne directe, sans oublier toutes les fois ou il ne s'oriente pas du tout par rapport aux centres lumineux.

## § II. — Réactions des insectes vis-à-vis de la Température

Les Insectes ont une tendance à être plus influencés par une variation brusque que par une élévation ou un abaissement graduels de température. Cette action thermique se traduit par des déplacements, mais plus souvent par de simples mouvements sur place des pattes, des antennes, des ailes. Ces mouvements réactionnels sont-ils le résultat d'une sensation perçue ou bien sont-ils produits par une action tropique de la chaleur ?

Pictet remarque d'abord qu'un Insecte placé dans une étuve à 33° C. ne réagit que si le passage du froid au chaud se fait sans tran-

sition ; autrement, il ne réagit pas. Or si la réaction provenait non d'une sensation, mais d'un phénomène tropique, elle se présenterait dans les deux cas, car ce serait la chaleur de 53° qui en serait cause et cette chaleur existe aussi bien lors du passage brusque que du passage avec transition.

De plus, il observe que les mouvements réactionnels des Insectes lors du passage brusque d'une température à une autre, ne présentent aucune régularité : ils varient dans une large mesure, suivant les espèces et suivant mêmes les individus considérés. Enfin, il organise une série d'expériences basées sur la comparaison entre le comportement des mêmes animaux en cas de traumatisme qu'on a des raisons de penser douloureux, et le comportement sous les variations brusques de température.

Ce comportement étant le même, la conclusion s'impose : les animaux, dans les deux cas, éprouvent des sensations et non des répulsions directrices.

C'est spécialement pour les Papillons hivernants, pour lesquels une élévation de température constitue une condition préjudiciable à la survivance de l'espèce, que l'orientation observée est particulièrement utile. Leur fuite, tranquille à faible température, hâtive à forte température (au-dessus de 35° C.) ne suit pas une direction en rapport avec les rayons caloriques, mais de façon à les éloigner le plus rapidement possible de l'excitant. Avant l'hivernation, les Papillons subissent un état de veille à sensibilité atténuée ; à ce moment, la température les affecte encore, mais à un degré moindre. Pendant le sommeil hivernal, alors qu'ils sont indifférents aux sensations traumatiques, ils sont indifférents aussi aux élévations de température. Il y a donc une gradation dans les réactions vis-à-vis des agents thermiques, de l'état de veille à l'état de sommeil. C'est dire que ces réactions ne sont pas dépendantes d'un stimulus externe constant.

### § III. — Réactions des Insectes vis-à-vis de la Pesanteur

La plupart des Insectes entrent en contact avec le sol à une certaine époque, soit pour se cacher, soit pour trouver leur nourriture. Un grand nombre s'enfouissent profondément dans le sol pour la métamorphose ; d'autres, nombreux parmi les Coléoptères, poursuivent dans la terre toute leur vie postembryonnaire. Des Chenilles, enfin, s'encoconnent toujours la tête en haut. Y a-t-il en ces cas, du Géotropisme ? Pictet ne le croit pas. Le cas des Chenilles constitue en effet

une exception : la plus grande partie des Lépidoptères se chrysalident dans une position quelconque, rarement verticale. De plus, des larves s'encoconnant, le substratum sur lequel elles s'appuient peut être retourné, l'enconnement continue normalement quelle que soit la position imposée : les Insectes se contentent de renverser leurs réactions quoique l'état anormal qui leur est imposé se présente à eux pour la première fois, ce qui pourrait ne pas être s'ils dépendaient d'une force extérieure comme le Géotropisme.

### § IV. — Réactions des Insectes vis-à-vis de l'Humidité

L'humidité joue un rôle important dans la vie des Insectes. Ils la recherchent tant pour boire que pour en extraire les substances dissoutes (nectar). De plus, les chrysalides de *Lépidoptères* périssent dès que s'abaisse le degré de saturation de l'atmosphère ambiante. La recherchent-ils par Hydrotropisme ou par goût ?

Pictet constate que Yung (**320**) a conclu de nombreuses recherches pratiquées sur divers animaux et principalement sur des *Gastéropodes pulmonés*, que la direction vers les centres humides est due à une sensibilité spéciale. Il croit que dans bien des cas, il faut en venir à une conclusion analogue en ce qui concerne les Insectes. Il a remarqué, au moins deux fois, que les Papillons du genre *Lycaena* choisissent des flaques d'eau pour s'y poser en masse, en dédaignant d'autres qui leur présentent des avantages égaux à celles qu'ils ont choisies. Celles-ci, ils les ont pourtant survolées et dédaignées : même, dans un cas, ils se sont arrêtés à la plus éloignée. Ce qui les attire vers l'humidité, ce n'est donc pas une force impérative, mais un libre mouvement.

### § V. — Réactions vis-à-vis des Agents chimiques

L'accouplement des Insectes donne lieu à la recherche des femelles par le mâle. Cette recherche est-elle un phénomène de Chimiotropisme ? On a remarqué, en effet, que le *Bombyx mori* mâle amputé de ses antennes n'atteint la femelle que par hasard, et que, si on ne lui enlève qu'une seule de ses antennes, il décrit du côté opposé à l'antenne sectionnée, en battant des ailes mais sans voler, des circonférences de plus en plus étroites qui l'amènent vers la femelle. D'autre part, si on enlève à une femelle ses glandes anales odorantes et qu'on

les place à quelque distance d'elle, le mâle va aux glandes et non à la femelle.

Pictet observe que les Papillons du genre *Bombyx*, lorsqu'ils sont posés ont les ailes *en toit* et que, placés sur une surface horizontale résistante, s'ils ne volent pas, mais battent seulement des ailes, ils progressent en cercle.

La même progression en cercle s'observe si on place un Papillon sur la surface de l'eau, les antennes intactes, sans qu'aucun centre attractif puisse exercer une action unilatérale. Donc, dit Pictet, nous ne pouvons pas conclure à une action chimiotropique pour expliquer un phénomène de rotation qui a lieu dans d'autres cas où aucune substance chimique n'est en jeu pour le provoquer.

## RECHERCHES DE TURNER (299)

Turner s'est posé la question : Les Chenilles qui grimpent le long des troncs d'arbres sont-elles mues par un Géotropisme négatif ? Mais, s'il en est ainsi, pourquoi parfois descendent-elles ?

Cet auteur a expérimenté sur un millier de Chenilles de diverses espèces, à l'aide de labyrinthes de sa construction, en bois et en cuivre, horizontaux et verticaux. Le labyrinthe vertical consiste en une tige de bois d'un peu plus d'un mètre de hauteur sur laquelle, à divers nivaux, sont fixés des bras simples ou articulés. Le labyrinthe horizontal formé de bandes anastomosées suspendues à une certaine hauteur est relié au sol par le moyen d'un plan incliné qui touche l'appareil vers son milieu.

Les Chenilles placées à la base du labyrinthe vertical à environ un pied anglais de la tige centrale, vont vers cette base, sinon toujours directement, du moins après des évolutions qui finissent par les y conduire. Une fois sur la tige, chacune marque son individualité : ou bien, elle monte jusqu'en haut sans s'arrêter aux embranchements, ou bien, elle explore plus ou moins ces embranchements avec quelquefois des arrêts et des mouvements explorateurs, soit au sommet, soit aux extrémités, des mouvements circulaires, des repos plus ou moins longs. Puis, elles descendent avec les mêmes attitudes.

Sur le labyrinthe horizontal, elles ont des mouvements de hasard, rampent invariablement le long des bords, ont des arrêts fréquents avec exploration. Leurs directions de mouvement ne présentent aucune constance d'orientation.

Turner conclut de ses expériences qu'il n'y a rien, dans le comportement des Chenilles, qui donne droit à la supposition que

leurs mouvements sont déterminés par des Tropismes. Ces mouvements sont identiques avec ceux des animaux qui pratiquent la méthode d'Essai et Erreur. Instinctivement, les Chenilles sont physiologiquement *accordées* à un certain milieu. En dehors de milieu favorable, elles subissent une agitation physiologique. Pour échapper au mal-être de ce milieu défavorable, elles font des mouvements de hasard. Il n'y a pas de mouvements automatiques du corps pour se mettre en position de stimulation symétrique par rapport à un stimulus externe. Un stimulus interne instinctif les porte à se mouvoir droit devant elles jusqu'à ce qu'une sensation nouvelle détermine un changement de direction. Si la satisfaction physiologique n'est pas obtenue, elles continuent leurs mouvements de hasard jusqu'à ce que la fatigue les arrête.

Turner observe d'ailleurs que ses conclusions n'atteignent pas — provisoirement — les Chenilles nouvellement écloses, ni les larves qui précèdent immédiatement la pupe, ni les Chenilles qui se nourrissent en surface. Des autres il étudiera postérieurement leur comportement.

## L'OPINION DE ED. CLAPARÈDE (60)

C'est au nom de la psychologie que Claparède combat la théorie des Tropismes.

Il discute d'abord la définition du Tropisme.

Les auteurs, dit-il, ont employé ce terme dans des acceptions aussi diverses qu'imprécises. Les uns, comme Nagel, désignent par lui des réactions d'êtres animés dans la production desquelles n'entre certainement pas de facteur psychique. Cette définition négative n'apprend pas grand chose. D'autres, comme Lœb et Verworn, y voient une réaction d'orientation caractérisée par le fait que le corps se dirige vers ou s'éloigne de la source de stimulation. Définition acceptable mais qui pourtant n'est pas appliquée par ses auteurs à tout acte d'orientation d'un être vivant à l'égard d'un stimulus, par exemple du chien de Jean de Nivelle qui s'enfuit quand on l'appelle.

En fait, quand on parle de Tropisme, on parle d'une sorte d'orientation particulière. Quel en est le critère ? Pour les théoriciens des Tropisme, l'orientation tropique est due à une excitation inégale des deux côtés de l'animal. Mais alors tout acte d'orientation, résultant toujours d'une excitation inégale des deux côtés du corps serait un Tropisme. Ce critère est donc insuffisant. D'aucuns disent : le Tropisme est une attraction à laquelle l'animal ne peut résister. Ainsi G. Bohn.

Ce critère serait excellent... s'il existait. Mais, existe-t-il ? Cette action impérative des Tropismes signifie-t-elle que tout dans l'activité de l'animal se ramène à en enchaînement strictement déterminé de processus physico-chimiques ? Mais alors, tous les actes de tous les auimaux et de tous les hommes seraient des Tropismes. En fait, par « assujettissement d'un animal aux forces externes », on entend que cet animal est le jouet de ces forces qui déterminent sur lui des réactions qui ne sont pas commandées par son intérêt du moment. Reste à savoir si, dans les cas de « Tropisme », les mouvements de l'animal sont assujettis à des forces extérieures impératives ou commandés par la « loi de l'intérêt momentané » (mot proposé par Claparède lui-même). Or, d'après Lœb et tous les auteurs qui se sont occupés de la question, les réactions tropiques ne sont pas stéréotypées et invariables, mais se modifient d'après ce que Jennings a nommé « l'état physiologique », base physique de l'intérêt momentané, ce qui anéantit le critère proposé : si l'intérêt de l'animal, c'est-à-dire si ses besoins entrent en ligne de compte dans son comportement, l'animal n'est pas assujetti aux excitants externes.

Bien entendu, on peut, dans des conditions artificielles, assujettir un animal à des forces externes, par exemple en l'électrisant (Galvanotropisme). Ceci ne prouve rien contre la spontanéité de ses actes naturels. De même on peut lui faire suivre un stimulus qu'il a intérêt à suivre et donner ainsi l'impression d'un assujettissement : mais il n'y a là qu'une apparence de Tropisme.

Il faut donc chercher ailleurs le critère des Tropismes. Essayons de le faire d'après le rôle du stimulus.

Il y a deux façons de concevoir la réaction à un stimulus : comme analogue au mouvement d'une sonnette dont on tire la ficelle ou d'un timbre électrique dont on presse le bouton. Autrement dit, comme *agent* du mouvement produit ou comme *signal*. Or, rien, d'après les partisans eux-mêmes des Tropismes, ne rappelle la simplicité et la précision qu'impliquerait l'idée de Tropismes dûes à une modification locale du protoplasme animal aux endroits où il est atteint par le stimulus. Il y a au contraire chez l'animal des tâtonnements. Claparède a observé personnellement des Chenilles de Processionnaires du pin *(Cnethocampa pythiocampa)* et a constaté qu'à jeûn elles erraient en chaînes sans aucune orientation particulière ni par rapport à la lumière, ni par rapport à la verticale, et ceci durant plusieurs semaines. Les animaux cherchaient selon la méthode de tâtonnements exposée par Jennings.

L'auteur note avec une finesse amusée que ce qui tentait les Zoologistes cherchant à expliquer le comportement animal par des

Tropismes, c'est le fait qu'ils pensaient pouvoir combler le vide séparant l'activité des animaux des mouvements végétaux. Car c'est en Botanique qu'a germé et fleuri la notion de Tropismes. Or voici que les Botanistes remanient eux aussi leur notion de Tropismes et tandis que les Zoologistes cherchent à faire descendre les animaux jusqu'au niveau des plantes, eux tentent d'élever les plantes jusqu'à celui des animaux. Ils sont d'avis que les Tropismes végétaux impliqueraient un processus où le stimulus agirait comme signal et non comme agent.

La conclusion de Claparède est que rien, dans les actes des animaux inférieurs ne nous oblige à les considérer comme étant de nature spéciale, comme étant distincts autrement qu'en degré, des actes des animaux supérieurs. Claparède reconnaît pourtant de l'intérêt biologique à la notion de Tropisme. C'est au Tropisme sans doute que la matière vivante a dû d'être conservée au moment de sa formation. Avant que des mécanismes se soient dessinés au sein du protoplasme selon les lignes de réactions les plus utiles, il est difficile de concevoir que d'autres réactions que des Tropismes aient assuré le maintien des circonstances favorables à la vie primitive, à condition que ces Tropismes aient été réglés par la loi de l'intérêt momentané. A ces réactions rudimentaires se sont peu à peu substituées des réactions plus compliquées, les réactions tropiques favorables à l'individu étant fortifiées, les nuisibles, éliminées. La sélection a dû protéger les organismes chez lesquels la réaction favorable se produisait non seulement lorsqu'agissait le stimulus spécifique mais un autre stimulus associé au premier dans le monde extérieur et qui en quelque sorte annonçait sa présence.

C'est par la notion de Tropisme qu'on peut expliquer en fin de compte l'attitude, l'orientation que nous prenons vis-à-vis de toutes choses. L'attrait ou la répugnance anticipés que nous éprouvons par rapport à chacune d'elles défie l'analyse, a ses raisons dans la constitution de notre être, bref est de même nature que ce qui mérite le nom de Tropisme. Mais il faut envisager toujours les Tropismes à travers les réactions plus élevées qui les enveloppent : les phénomènes psychologiques sont des faits, les plus certains des faits qui n'échappent pas à l'investigation scientifique.

## EXPÉRIENCES DE COTTE

Cotte (**64**) ne paraît pas croire au Stéréotropisme. Ou plus exactement, ce terme n'est, à son avis qu'un mot d'allure scientifique parfaitement inutile puisqu'il est facile d'exprimer autrement le geste qu'il indique. L'auteur a expérimenté des Actinies (*A. equina*).

Recueilli en position verticale, l'animal est suspendu en position inverse. Il se décolle, tombe dans le réservoir et se fixe contre une des parois. Il a donc maintenu son « Stéréotropisme » jusqu'au moment où un besoin plus pressant a exigé son décollement.

Si les *Néreis* de Maxwell, dressés à habiter dans des tubes de verre ne quittent pas ces tubes, même exposés à la lumière solaire qui leur est mortelle, c'est non pas par Stéréotropisme, mais par l'habitude ancestrale des *Nereis* à vivre dans des galeries. Qu'ils ne s'en écartent pas en face du danger thermique, cela prouve simplement qu'ils ne comprennent pas que le tube de verre est diathermane, ce dont ils sont excusables.

*Spirographis spallanzanii,* dans les mêmes conditions, fuit la zone chaude qu'on lui ménage en un point de son tube. Il agite ses parapodes et détermine un courant d'eau protecteur contre l'augmentation de chaleur.

Un autre animal de même espèce obture le tube par du mucus solidifié. L'expérimentateur perce ce bouchon par un filament métallique et agace la partie postérieure de l'animal qui se projette brusquement en avant, mais sans sortir du tube. Y aurait-il donc un point de son corps qui fût plus stéréotropique que les autres ?... Par contre, sans raison apparente, un autre sujet sort spontanément de son tube à un autre moment et erre dans l'aquarium au risque, réalisé, de se faire manger par un ennemi.

Un autre sujet sort de son tube parce qu'un accident d'installation a fait cesser la circulation de l'eau dans le réservoir qui le contenait. Inversion de Stéréotropisme, dira-t-on, par appauvrissement de l'eau en oxygène. N'est-ce pas plutôt que l'animal reste fidèle à ses habitudes spécifiques jusqu'au moment où un besoin pressant l'oblige à les abandonner ?

Un *Pagure* dont on a perforé l'abri par derrière avec une aiguille recule vers l'arrière et se jette sur l'aiguille. C'est que, depuis le temps qu'il existe des Pagures, c'est un mouvement de recul qui les protège contre le danger : ce n'est donc pas le Stéréotropisme positif qui détermine ce geste.

Dans ces différents cas, le Stéréotropisme, dit Cotte, se manifeste à nous comme le résultat d'habitudes héréditairement et profondément fixées dans l'espèce, mais comme des habitudes qui répondent à des besoins physiologiquement différents. Il ne lui semble pas qu'on puisse réunir pour une même accolade le Stéréotropisme d'un *Congre* et celui d'un *Lierre,* ce qui équivaudrait à grouper des tableaux d'après la proportion de jaune de chrome qui entre dans leur compo-

sition. De même on inscrit au compte du Stéréotropisme l'acte sexuel. Pourquoi alors n'y mettre pas le baiser, le serrement de mains, la marche, l'acte de mâchonner un cigare ou d'avoir une canne à la main ?...

Cotte conclut : la Théorie des Tropismes a perdu en intérêt ce qu'elle a gagné en étendue.

Dans un autre travail (**65**) Cotte traite du Phototropisme des *Actinies* et spécialement d'*Anemonia sulcata*. Beaucoup d'individus de cette espèce sont attirés par la lumière pourvu que l'intensité lumineuse soit suffisante et que l'animal ait été entraîné. L'attraction se fait au niveau du péristome et des tentacules tandis que la sole pédieuse est photophobe.

Deux cas sont à considérer :

1° L'*Actinie* est neuve (pas éduquée ou ayant perdu son éducation).

Une lampe de 50 bougies étant allumée à 10 cm de la cuve, l'*Actinie* vient droit vers la lampe, monte contre la paroi verticale en présentant son pied à l'illumination maxima. Elle continue son ascension jusqu'au niveau de la surface de l'eau. Là, le pied gagne la surface comme pour y ramper, d'où il se détache de la paroi et l'animal retombe au fond de la cuve où il rampe vers son point de départ. Si une *A. sulcata* est au repos contre une face latétale, la lampe étant placée latéralement par rapport à elle, elle agite vivement ses tentacules, mais ne change pas de place. Si l'on éteint la lampe, elle fuit du côté opposé à cette lampe. Ce n'est pas de la sensibilité différentielle. L'Anémone de mer restait au repos parce qu'elle était fascinée par la lumière, la lampe éteinte, la fascination disparaît et l'animal s'éloigne du côté de son pied le moins chauffé par les rayons lumineux ;

2° L'*Actinie* est éduquée.

La lampe étant allumée, l'animal fuit la lumière et va vers l'angle de la cuve le plus éloigné de la lampe. Assez souvent, elle étale son péristome vers la source lumineuse. L'auteur a pu, de la sorte, « dresser » une *Actinie* dont il dirigeait les déplacements par le moyen de sa lampe qu'elle fuyait.

L'interprétation que donne Cotte est la suivante : les Anémones de mer rampent ou sont fixées contre des corps solides : leur pied est donc normalement opposé à la lumière. Un éclairement suffisant les excite à la façon dont un miroir excite les alouettes. Quand le sujet est neuf, il se laisse entraîner à cette excitation. Quand il y a été pris plusieurs fois, ses impressions fâcheuses l'éduquent et il ne se laisse

plus prendre : il fuit la lumière. « Et cela, dit l'auteur, il y a trente ans, aurait pu être expliqué comme maintenant, sans que le mot de Tropisme fût prononcé. »

Yung (**320**) a étudié, surtout chez les *Gastéropodes* ce qu'il appelle le sens de l'humide. Il existe, dit-il, chez des animaux de groupes zoologiques très divers, outre les sensibilités communes, une sensibilité spéciale par quoi les animaux sont attirés par les centres d'humidité. Il ne s'agit pas d'Hydrotropisme car l'orientation de ces animaux n'est pas symétrique et le stimulant ne frappe pas un organe dans un sens particulier, mais d'une sensibilité répartie sur le tégument tout entier en rapport avec l'état de tension de ce tégument. Yung constate que le sens de l'humide joue un rôle prépondérant dans la conduite des *Gastéropodes*. C'est à lui que doivent être attribués des ensembles de faits expliqués par la vue ou l'odorat, notamment dans le choix des aliments.

# QUATRIÈME PARTIE

## DISCUSSION

## EXPÉRIENCES PERSONNELLES

Il semble que la théorie des Tropismes soit née d'une préoccupation mécaniste, du besoin de mettre en accord le comportement animal avec le Monisme professé par la plupart des Naturalistes.

Lœb, qui en est le créateur, a dit et redit avec complaisance qu'il la portait en lui et commençait de la livrer à la publicité dès 1889, avant que d'avoir réuni et accumulé les faits par quoi il tenta depuis de l'étayer.

Procéder par hypothèse est scientifique au premier chef. Il est pourtant périlleux de poser, dès le début des recherches, l'hypothèse en dogme. Or, pour qui voudra lire attentivement la longue série des œuvres de J. Lœb sur le sujet qui nous intéresse, il sera bientôt évident que l'auteur considérait, dès l'origine de ses travaux, son opinion sur les Tropismes des animaux comme la vérité à démontrer nécessairement, parce qu'à ses yeux, elle seule pouvait rendre compte de la conception mécaniste de la vie qui seule le satisfaisait philosophiquement. Ce Mécanisme est ce à quoi il tient le plus. Il a consacré son existence à l'enseigner. Son dernier volume (**182**) reprend entièrement la même question et s'efforce d'amplifier les conséquences des principes qu'il a toujours défendus avec une dialectique d'apôtre qui prêche une religion. On a remarqué en souriant que les termes de

« dogme », « orthodoxe », « hétérodoxe » évoquent précisément l'idée religieuse, et l'on se sent d'autant plus incliné à considérer J. Lœb comme le Pontife des Tropismes que lui-même et son Ecole formulent contre les dissidents des arrêts qui font figure d'excommunications mineures, s'ils visent Jennings, et vont jusqu'à l'anathème s'il s'agit des Vitalistes.

Si j'insiste sur cette préméditation de la théorie lœbienne, de l'antécédence des conclusions aux prémices, c'est pour bien marquer ce qui en fait à la fois la force et la faiblesse. Sa faiblesse se devine aisément. Mais c'est une force pour une théorie particulière que de s'insérer dans un système général : elle bénéficie de sa cohésion. Le Mécanisme, par exemple, est un système auquel on ne peut refuser ni la cohérence ni l'ampleur. Il semble au premier abord satisfaisant pour l'esprit d'un Naturaliste en ce que, dans le domaine de la nature, il ne fait appel qu'à des phénomènes matériels pour expliquer les différentes modalités de la matière, et parce qu'il résume toute l'activité du monde, organique aussi bien qu'inorganique, en une formule brève, précise et facilement compréhensible qu'il semble vouloir monopoliser à son profit : « Pas d'effet sans cause ». Même la serrant jusqu'à l'énoncer : « Pas d'effet matériel sans cause matérielle », il se montre plus logique que la Logique elle-même. Il fait s'évaporer devant lui le problème de la vie : cet inconnu redoutable se réduit par ses soins à un jeu de la Nature, jeu auquel il reconnaît des règles, voire des lois, mais des règles et des lois qui ne dépendent que d'elles-mêmes dans le cercle fermé de leur domaine matériel. Un savant qui professe ce Mécanisme intégral n'a plus à se préoccuper que de tracer la courbe de l'enchaînement des effets physico-chimiques aux causes physico-chimiques. Toutes les sciences des êtres vivants perdent leur individualité : la Biologie, la Physiologie, la Psychologie ne sont plus que des chapitres de la Physico-chimie. Même la Morale, ou si l'on veut l'Ethique, ne sera qu'une affaire de réactions, au sens où l'on entend ce mot dans les laboratoires de chimie, Lœb le note exactement.

En ce qui concerne la question que nous traitons, le raisonnement lœbien s'étage comme il suit :

Il n'y a que de la matière régie par l'énergie. Donc, les phénomènes dits biologiques ne sont que des manifestations de l'énergie de la matière. Donc les actes qui constituent le comportement des animaux ne peuvent être que des réactions physico-chimiques. Donc, la théorie des Tropismes est seule capable de rendre compte de ce comportement. Donc elle est vraie et il faut que nous le prouvions. Car si elle était prise en défaillance, il faudrait que le Vitalisme fût vrai, ce qui est absurde.

De ce Mécanisme intégral résulte bien entendu la condamnation de tout finalisme. Je tiens à préciser qu'en parlant, dans ce travail, de finalisme, j'entends par ce mot le *finalisme de fait* et non le *finalisme intentionnel*. Autrement dit, je me place à un point de vue strictement scientifique par opposition au point de vue philosophique. Qu'un œil soit exactement adapté à la vision, par le jeu d'une multiplicité de mécanismes qui coordonnent entre eux leurs actions, il y a là finalisme de fait au moins apparent. On cesse d'être naturaliste pour se montrer métaphysicien (ce qui d'ailleurs est permis à tout le monde) en concluant de ce finalisme de fait à un finalisme voulu, intentionnel dans l'esprit d'un Créateur existant en-dehors du monde naturel. Ce finalisme de fait, le Mécanisme intégral l'explique de la façon suivante : que des êtres paraissent organisés en vue de la poursuite d'un but déterminé conditionnant leur existence, qu'en fait ils le poursuivent et l'atteignent, ce sont là, à proprement parler, des hasards heureux qu'il est d'ailleurs relativement facile d'expliquer par la sélection. Si, en effet, ces êtres ne l'atteignaient pas, ils ne pourraient pas subsister. Donc, seuls survivent ceux qui l'atteignent, ce qui donne l'impression que le monde des vivants est parfaitement organisé, finalisé.

L'on conçoit qu'une discussion de la théorie des Tropismes chez les animaux comprend nécessairement et d'abord une discussion du système scientifique dont il fait partie intégrante, à savoir le Mécanisme. Elle comprendra ensuite un examen des faits apportés en sa faveur et de leur interprétation.

## DISCUSSION DU MÉCANISME

L'ensemble des phénomènes biologiques est composé d'effets dont les causes sont purement physico-chimiques.

Voilà le principe.

Dans ces conditions, comment définir la Vie ?

Aussi loin qu'aient été faites les explorations scientiques de la matière vivante, la vie requiert la présence d'un substratum matériel composé essentiellement d'une quinzaine de corps simples où dominent O, H, C, N.

Il n'y a rien en ceci qui infirme le Mécanisme. Il n'y a rien non plus qui le justifie. Si, en effet, le Mécanisme considère la Vie comme une résultante de conditions physico-chimiques, il est facile de lui faire observer que le fait que la Vie disparaît quand ces conditions

cessent de se réaliser, indique seulement que ces conditions lui sont nécessaires pour se maintenir mais aucunement qu'elles lui sont suffisantes pour apparaître. Car, si l'on a pu faire l'analyse de la matière vivante, on n'a pu en faire la synthèse.

De plus, les expériences des Pasteur ont prouvé que, du moins dans notre planète dans les circonstances où elle se trouve actuellement, la génération spontanée ne se produit pas. Le Mécanisme ne peut donc sur ce point qu'en appeler à une science mieux informée, sans raison particulière de penser que son appel sera entendu.

Les Mécanistes répondront : Que nous parlez-vous d'une Vie qui apparaît ? Vous semblez considérer la vie comme une entité séparable de l'être vivant. En réalité, il n'y a pas de Vie en soi, il n'y a que des êtres vivants, c'est-à-dire des êtres où s'opèrent des réactions physico-chimiques d'un genre spécial en apparence, mais en apparence seulement. Où voyez-vous que les mouvements d'un être vivant nécessitent quelque chose de plus que des réactions physico-chimiques ? Prenons par exemple le mouvement de repliement de l'avant-bras sur le bras. Il est déterminé par la contraction du biceps, le biceps se contracte par l'action de ses nerfs, les nerfs agissent par l'action du cerveau ou de la moelle épinière. Admettons pour la clarté du discours que ces divers mouvements soient purement mécaniques. Ce qui déterminera la mise en marche de ce mécanisme, ce sera quelque réaction chimique se produisant quelque part dans le cerveau ou la moelle épinière, suivant le cas. Qui a déterminé cette réaction chimique ? Une cause occasionnelle qui ne peut être qu'une réaction chimique voisine.

Ainsi parleront les Mécanistes. Ils mettront donc à la base de leur système que la *loi d'inertie* qui régit les êtres bruts régit également les êtres vivants puisqu'aussi bien ceux-ci ne sont composés que d'éléments bruts. C'est ce que fait Bohn par exemple, et ce qui lui est très avantageux pour justifier la théorie des Tropismes, puisque seules des attractions extérieures peuvent alors expliquer les mouvements de translation des animaux. Même les Mécanistes suppriment le concept de cause, comme entaché de finalisme parce qu'une cause étant toujours elle-même un effet, d'effets en cause, on arrive fatalement à une cause première hors du monde naturel, donc extra-scientifique.

Ecoutons Verworn à ce sujet. Dans ses conférences américaines sur l'*Irritabilité* (305, ch. II), Verworn écrit que l'idée de cause n'est pas un fait d'expérience mais résulte d'une spéculation naïve. On essaye, dit-il, d'expliquer un processus en recherchant sa cause. La cause trouvée, on tient le processus pour pleinement éclairé.

On dit cause de l'hérédité, cause de la mort, de la respiration, de la maladie, du sommeil, etc... Comme si tous ces phénomènes compliqués pouvaient être expliqués par un seul facteur ! Lui, VERWORN, tient que chaque processus ou état est déterminé par une série de conditions toutes nécessaires pour sa production et parmi lesquelles nulle ne peut revendiquer le titre prééminent de cause. Pour un observateur sérieux, ajoute-t-il, il est évident que les conditions préalablement existantes ont autant de valeur sur l'effet que la dernière ajoutée. VERWORN illustre cette opinion philosophique d'un exemple. Si l'on donne un coup de pied dans une grenade, dit-il en substance, cette grenade éclate. On dira que la cause de l'éclatement est le coup de pied donné. Or qui ne voit que la cause est aussi la présence de substances explosives dans l'engin ou la présence d'un détonateur au voisinage des matières explosives. Donc le concept de cause n'existe pas, mais seulement celui de conditions : un état ou processus est seulement déterminé par la somme totale de ses conditions. Ce que nous décrivons avec le mot Vie, ajoute-t-il, est un processus excessivement complexe. La Vie est composée d'un nombre immense de processus constituants séparés, chacun étant conditionné par les autres : ces processus sont des conditions vitales.

Nous ne discuterons pas la question du point de vue philosophique, mais du seul point de vue des faits.

Si le Mécanisme est vrai, il faut donc livrer l'être vivant, tous les êtres vivants qui sont, seront, ou ont été, au seul caprice du hasard des combinaisons entre les éléments chimiques épars dans l'univers.

Or, *le Hasard n'organise pas.*

Et c'est un fait que la matière vivante est organisée et l'on pourrait dire organisante.

Le jeu des réactions chimiques abandonnées à elles-mêmes est insuffisant pour transformer la combinaison de quelques corps chimiques simples en protoplasme.

Le jeu des réactions chimiques ne peut pas transformer, même s'il s'exerce sur de la matière préalablement organisée, de la substance vivante en tissus et des tissus en organes.

Il ne peut coordonner les relations réciproques de ces diverses parties de l'être vivant. Il n'explique ni sa plasticité, ni sa croissance entre certaines limites précises, ni sa faculté de reproduction, ni l'hérédité, c'est-à-dire, comme parlerait BOHN, la répercussion de son passé dans son avenir.

En un mot, il n'explique pas le finalisme apparent qui préside à sa destinée. Visiblement, le mécanisme physico-chimique de l'être

vivant est contrôlé par une surveillance qui réglemente le jeu des réactions physico-chimiques qu'il opère et fait parmi elles un triage. Cette surveillance donc le dépasse. Si tous les éléments chimiques qui composent un être vivant sont soumis comme tels à la loi d'inertie, l'être vivant, pris dans son ensemble, bénéficie d'une sorte de faculté de spontanéité qui intervient dans l'agitation physico-chimique de la substance matérielle pour la canaliser au profit de l'individu. Et c'est dans ce sens que nous disons que la Vie est la cause des manifestations vitales, par exemple des mouvements du vivant.

L'attaque portée par VERWORN contre le concept de cause n'est au fond qu'une querelle de mots. En fait, une cause n'est qu'une condition qui diffère des autres en ce qu'elle est efficace à produire l'effet. Nous admettons sans difficulté qu'il y a un déterminisme dans le monde biologique comme il y en a un dans le monde physique. Seulement, ces deux déterminismes diffèrent l'un de l'autre, par la présence, dans le déterminisme biologique, d'un finalisme de fait qui n'existe pas dans l'autre. Tandis qu'un fleuve chargé d'alluvions agrandit indéfiniment son delta, une Infusoire surnourri ne dépasse jamais une certaine taille. Les lois de ces deux mondes, le physique et le biologique, ne sont pas les mêmes : chez le premier, elles jouent sans contrôle ; chez le second, il y a un triage de certaines conditions au détriment des autres, et si les manifestations vitales utilisent les lois qu'exprime la Mécanique, cependant elles les dépassent.

Ces considérations, par les doutes positifs qu'elles font naître sur la suffisance du Mécanisme à rendre compte des phénomènes vitaux, montrent tout au moins — et ceci ici nous suffit — que le Mécanisme tel que le professent LŒB et ses partisans est loin d'être une vérité digne de foi.

Dans un ouvrage récent, THOMSON (**294**), après avoir traité la question de tous les points de vue et conclu « contre », cite ce jugement de HALDANE : « En identifiant stimulus et réponse avec une cause et un effet physiques ou chimiques, la théorie mécaniste fait un gigantesque saut dans le vide. » (*Life and Individuality*, 1918.)

Il ne faudrait pas conclure de ce fait que la Vie doive être rejetée dans le domaine du sur, extra ou préter-naturel. La Vie est un phénomène naturel, aussi naturel que la Matière ou la Force, mais c'est autre chose. Son essence nous échappe, comme d'ailleurs nous échappe ce que c'est en soi que la Matière ou la Force. Mais nous commençons à soupçonner ce qu'elle est quand nous nous résolvons à y percevoir de la finalité, c'est-à-dire quelque chose de plus que le Mécanisme pur.

## DISCUSSION DE LA THÉORIE LŒBIENNE DES TROPISMES EN GÉNÉRAL

Un Tropisme est un phénomène mécanique, une attraction ou une répulsion comparable, et comparée, à l'attraction des astres les uns par les autres, à l'attraction exercée par un aimant sur de l'acier. Ceci est la plus ancienne définition du Tropisme, les comparaisons de l'aimant et des astres étant de Lœb lui-même.

Il ne faut pourtant pas croire que le Tropisme est tenu pour agir sur l'animal comme une corde agit sur un seau qu'elle tire du puits. Le phénomène externe ou stimulus se complique d'un retentissement chimique dans l'organisme de l'animal, une oxydation, par exemple, qui détermine un mouvement du sujet dans le sens ou à contre-sens du stimulus.

Il y a donc deux éléments dans le Tropisme, le mouvement et son orientation :

1° Ceci posé, on constate d'abord que les Naturalistes n'ont cherché à mettre les Tropismes en évidence que chez les animaux relativement inférieurs.

Dans la longue série des expériences que nous avons citées plus haut, il n'est parlé nulle part des Tropismes ni de l'Homme, ni des Mammifères, ni des Oiseaux, à peine de ceux des Reptiles. Sans doute, Lœb l'a fait remarquer, le comportement des Métazoaires supérieurs est trop embrouillé pour qu'on puisse facilement en démêler les fils conducteurs. Pourtant le fait qu'en 30 ans d'études et alors que près de 600 travaux ont été publiés sur la question, aucun chercheur n'ait osé aborder ce sujet, est une preuve que le simplisme de la Théorie tropique rencontre, en Biologie animale, de très lourdes objections. Qu'on remarque que le Mécaniste considère l'animal, quel qu'il soit, comme une substance plutôt que comme un individu, (Bohn par exemple écrit [40] « qu'il n'y a pas à opposer au point de vue du déterminisme des processus physico-chimiques, les animaux supérieurs aux animaux inférieurs » ) et que par conséquent, le degré de complication histologique ou anatomique du sujet considéré n'a, tropiquement parlant, aucune importance.

2° Un second fait, beaucoup plus grave, est le manque de généralité des phénomènes tropiques, même en ce qui concerne les animaux inférieurs bien étudiés.

Ce qui frappe de prime-abord, quand on examine de visu le comportement d'animaux classés, par exemple comme remarquablement phototropiques, c'est le manque de netteté de leurs réactions.

Hormis certains cas, sur lesquels je reviendrai, leurs trajectoires sont compliquées. Outre que nulle n'a la forme d'une ligne strictement droite et selon la direction des rayons lumineux, plusieurs s'ornent de telles arabesques que la première impression qu'on en a est qu'elles sont tracées au hasard. L'on voit des animaux phototropiques négatifs qui ont été posés orientés vers la lumière, ou bien s'en détourner brusquement, ou s'en écarter à peine, ou même marcher vers la source lumineuse, changer sans raison apparente, souvent sans tâtonnements, leur direction, ou hésiter longuement et prendre, pour ainsi dire, le vent vers tous les points de l'espace.

Voici, par exemple, un *Hélix arbustorum* (fig. 1), animal à Phototropisme négatif marqué, « une espèce qui a l'horreur de la

FIG. 1.

lumière très prononcée » dit Buddenbrock (**53** p. 334). Posé en face d'une source lumineuse, une fenêtre, il a successivement accompli les

trajectoires 1, 2, 3, 4, 5, 6. Encore que dans 3 cas sur 6, il se soit éloigné de la lumière, on est bien obligé de reconnaître qu'il n'y a pas dans sa marche cette précision géométrique qu'on s'attendait à rencontrer dans une phénomène mécanique. Evidemment l'expérimentateur peut et doit se dire que les animaux subissent, en même temps que le stimulus qu'on leur impose, une quantité d'autres stimuli variables imposés par les circonstances : vent, humidité, chaleur, accidents imperceptibles du substratum, etc... Cependant les mêmes sujets, placés dans des circonstances identiques à des moments très rapprochés les uns des autres ne reproduisent jamais la même trajectoire. Ici, il s'agit d'un escargot replacé coup sur coup, six fois de suite, au même point de départ exactement, dans une lumière identique, sur une table plane. La première fois, il va nettement vers l'ombre, la deuxième, troisième, quatrième, il n'y va pas, la cinquième et la sixième, il y va avec des hésitations.

J'ai sous les yeux un autre dessin donnant 75 trajectoires du même animal, exécutées le même jour, dans les mêmes conditions : il n'y en a pas deux qui soient superposables, même grossièrement.

Parlant de la même espèce animale, Buddenbrock (53 p. 319) écrit : « Toujours on trouve un certain nombre de ces animaux qui (posés en expériences devant une fenêtre) courent sur la table dans une direction quelconque, vers la fenêtre, ou, ce qui est plus fréquent, en travers de la fenêtre ». Et, bien qu'il ait multiplié les facteurs du mouvement des Escargots (tonusfonction, lichtcompasreaction, Phototropisme franc, etc...) le même auteur est obligé (p. 347) presqu'à la fin de son travail, de constater : « Les Escargots sont extraordinairement variables, de sorte qu'on ne peut jamais prouver que des conditions déterminées règlent le genre de réaction de toute l'espèce ; elles ne valent que pour l'individu isolé. Probablement cette variabilité signifie que d'autres conditions de vie encore influent sur l'effet de la lumière chez les Escargots. On peut dire qu'on ne connaît là-dessus rien de positif. »

J'ai observé, depuis une fenêtre qui surplombait une rivière à courant très rapide (la Reuss, à Lucerne, au sortir du lac) des poissons qui me paraissaient être des ablettes. En masse serrée, ces poissons nageaient à contre-courant et nul doute qu'on ne vît dans leur comportement du Rhéotropisme négatif. Or, alors que l'ensemble paraissait suivre une direction rectiligne, les individus, considérés séparément, se livraient à toutes sortes de mouvements transversaux et même parfois en sens inverse, exactement comme les canards qui nageaient au-dessus d'eux et qui, tout en ramant habituellement à contre-courant, divaguaient à tous moments pour courir après quelque

aliment flottant qui descendait au fil de l'eau. PICTET (A.) (**254**) pour les Chenilles de *Vanesse*, TURNER (**299**) pour des Chenilles de multiples espèces, ont fait, comme nous l'avons signalé plus haut, des observations analogues sur l'inéquation entre la position et la direction de ces animaux dans la réalité et dans la théorie

Des *Infusoires* observés sous le microscope entremêlent leurs évolutions de telle façon que ce me semble une gageure que d'y trouver une unité de direction, même très générale. Tous les expérimentateurs peuvent toujours constater ce fait : l'absence d'uniformité des trajectoires d'animaux signalés cependant comme tropiques. Si parfois des auteurs comme LŒB ont pu donner des dessins où cette uniformité apparaît avec netteté (comme pour les Chenilles de *Porthesia*) nous avons des raisons de penser après étude approfondie, et nous le montrerons, qu'il s'est introduit dans leurs expériences, une cause d'erreur.

Et pourtant, c'est BOHN lui-même qui l'observe, (**46**) « la Nature a horreur de la variation ». Et un phénomène en définitive mécanique est fait de manifestations stéréotypées, prévisibles. Une attraction ou une répulsion se font, dans son domaine, par le plus court chemin.

A plus forte raison, ne trouve-t-on pas de précision dans la diagonale du parallélogramme des forces que devrait suivre un animal soumis à plusieurs sources d'excitation et qui selon BOHN constitue l'un des deux critères d'un Tropisme. L'autre de ces critères est le mouvement de manège décrit par l'animal après destruction de la symétrie des organes de réception. Il faut reconnaître que ce mouvement de manège selon une ligne géométrique déterminée est assez net, dans le cas indiqué, *aussitôt après la blessure*. Mais si l'on observe le sujet après cicatrisation de cette blessure, on ne trouve plus le mouvement de manège proprement dit. TAGLIAFERRO (**293**) signale qu'il ne l'a pas trouvé chez des *Planaires* éborgnées. J'ai fait moi-même l'observation suivante. Voici (Fig. 2 et 3) un *H. arbustorum* dont le tentacule droit a été coupé. A la Figure 2 son comportement immédiatement après l'ablation, la blessure étant fraîche ; à la Figure 3, quelques jours après. Il me semble que les mouvements de manège de la Figure 2 s'interprètent assez facilement comme suite du choc provoqué par le traumatisme subi, sans que soit besoin de faire intervenir un Tropisme. Dans la Figure 3 on voit que l'animal a repris son équilibre physiologique et s'accomode de son infirmité. Mais sans vouloir discuter prématurément la question de l'interprétation de ces mouvements, il est impossible de ne pas constater ici l'absence d'uniformité des trajectoires, seul point sur lequel j'insiste ;

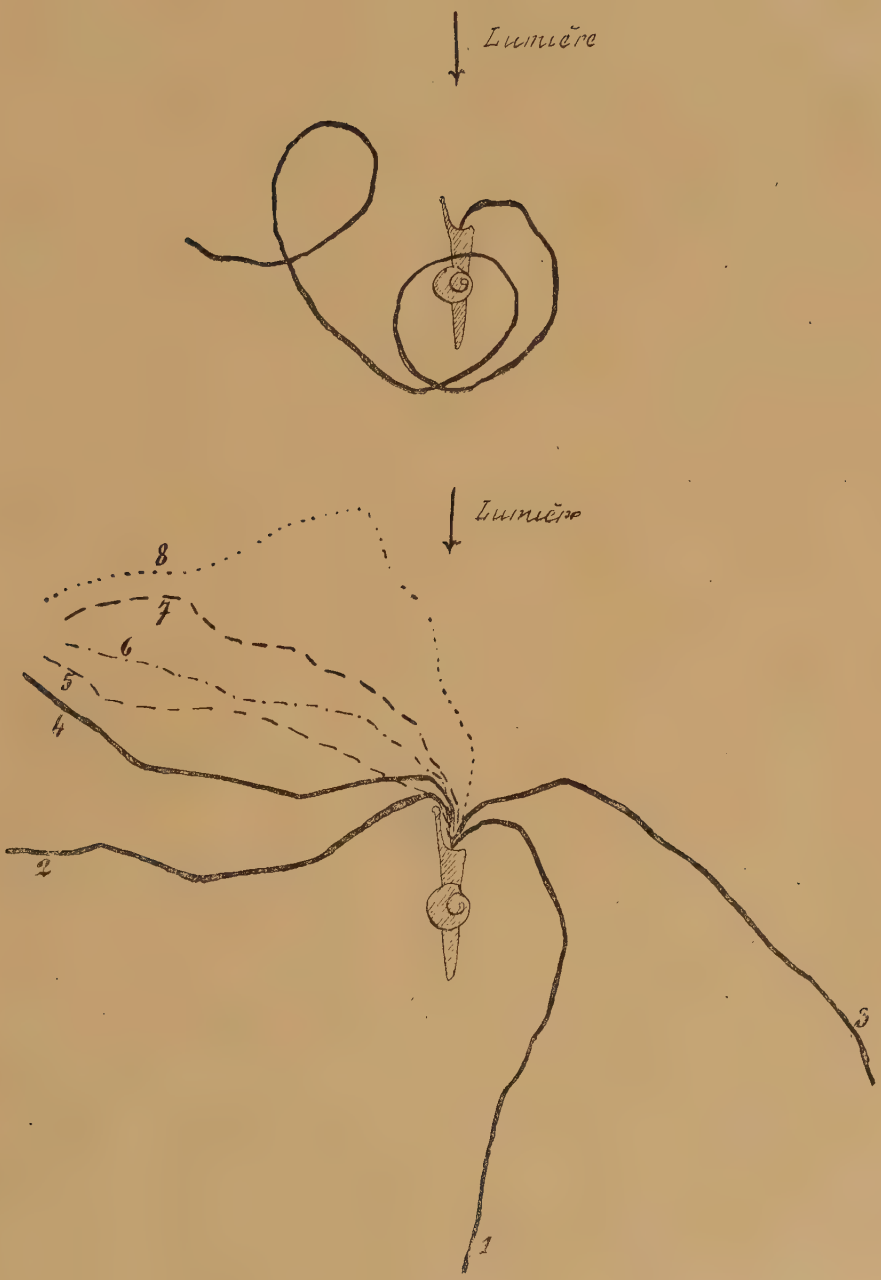


FIG. 2 ET 3.

3° Les phénomènes purement mécaniques marquent de la constance dans leurs manifestations. C'est même un des critères du mécanisme. La pesanteur par exemple agit toujours sur les corps de haut en bas. Or, les phénomènes tropiques sont inconstants. Des animaux d'une même espèce ne montrent pas tous les mêmes réactions au stimulus tropique. Pour peu qu'on expérimente avec une certaine quantité d'animaux d'une espèce donnée, on est sûr de trouver parmi eux des réfractaires, des indépendants qui ne marchent pas ou qui progressent dans un sens opposé de celui qu'ils devraient suivre. Parmi les nombreux papillons que PICTET fait passer la nuit devant une lampe, quelques-uns seulement viennent se jeter dans la flamme, beaucoup d'autres ne le font pas. Certaines Chenilles de *Porthesia* demeurent immobiles pendant des heures à l'extrémité éloignée de la lumière d'un tube de verre alors que d'autres se rendent à l'extrémité de ce tube dirigée vers la source lumineuse, en quelques minutes. On pourrait multiplier sans difficulté ces exemples.

WALTER (**310** P. 309) écrit : « Le comportement des Planaires est très variable. Le degré de locomotion des mêmes individus varie jour par jour, même dans des conditions indentiques. » LEVENSON-LIPSCHITZ (**166**) observe que des animaux semblables n'offrent pas un Rhéotropisme de valeur constante ni pour l'espèce ni pour l'individu. BOHN (**39** P. 15) fait cette constatation : « Dans mes nombreuses recherches sur le Phototropisme, il ne m'est pas encore arrivé de rencontrer un animal qui présenterait un Phototropisme de signe constant ».

Par exemple, de l'acide ajouté à leur eau change le signe phototropique des *Cyclops*. Un changement de température agit de même sur les *Daphnies*. Une plus ou moins grande concentration de l'eau de mer, de même sur les larves de *Polygordius*. Une Chenille de *Porthesia* n'est phototropique positif qu'à jeun. Les fourmis ailées sont phototropiques positives à l'époque nuptiale seulement.

Tous ces exemples sont empruntés à LŒB (**174**).

Ces variations LŒB les explique par les variations du milieu, BOHN par les variations de l'*état physiologique* et l'influence de la *mémoire associative*. Variations du milieu, c'est bientôt dit. Mais trouve-t-on, en mécanique, l'équivalent de cette force qui, selon le milieu où elle s'exerce, agit tantôt dans un sens, tantôt dans le sens diamétralement opposé ? Il n'y a d'ailleurs pas ici que des variations du milieu. Qu'une fourmi soit à l'état nuptial ou qu'elle ne soit pas dans cet état, qu'une Chenille de *Porthesia* soit alimentée ou à jeun, l'ambiance de l'animal est la même. La force Tropisme venue de cette ambiance n'a donc aucune raison de varier. Ce qui a varié, c'est

l'animal lui-même, son milieu physiologique. Donc les raisons de se mouvoir de l'animal se trouvent en lui et non en dehors de lui. Ce pourquoi Jennings a parlé d'*état physiologique*.

Bohn reprend le mot au profit de sa Théorie. On pourrait lui en discuter le droit d'après ses propres principes : il ne devrait parler que d'*état physico-chimique*. Autrement il risque de créer une équivoque dont il bénéficie. Car s'il s'agit de variations d'état physico-chimique, le stimulus tropique fonctionne comme *agent* du mouvement ; s'il s'agit d'une variation d'état physiologique, il fonctionne comme *signal* seulement, selon les heureuses expressions de Claparède (60). Comment, encore une fois, le sens de la direction imposé par un agent externe peut-il être influencé par un état chimique interne ? Et s'il ne s'agit que d'un stimulus-signal, l'admettre c'est donner place à un transformateur non physico-chimique d'énergie à quelque *Entéléchie*, comme fait Driesch (84) ou quelque *tonus* comme fait Uexkull (300) que ne saurait supporter la théorie mécaniste, c'est aller contre la définition des Tropismes.

Quant au rôle de la mémoire associative, il semble bien hypothétique dans le cas d'un mécanisme. Nous n'ignorons pas qu'il y a en électricité un phénomène nommé *hystérésis* qui ressemble quelque peu à une mémoire rudimentaire. Mais, outre que l'hystérésis est d'une simplicité qui l'empêche d'être comparée à l'incontestable complication de la mémoire associative, celle-ci fait partie de l'état physiologique de l'animal, et l'argument qui vaut contre cet état vaut contre elle, à savoir : elle agirait en dedans de l'animal pour modifier le sens d'une force physique provenant du dehors. C'est à peu près comme si l'on supposait que le fait d'être en tel état musculaire, nerveux ou mental puisse modifier ou empêcher la chute d'un homme tombant par une fenêtre.

Pour que d'ailleurs cet argument de la mémoire associative ait de la valeur, il faudrait démontrer que des réactions physico-chimiques laissent des traces sur les éléments qui la composent. Il est permis de douter que par exemple un corps même simple, du fait qu'il est entré un grand nombre de fois dans une combinaison chimique ait acquis une plus grande facilité à y entrer à nouveau. Or, ceci encore ne serait que de la mémoire *simple*. Dans le cas de mémoire associative, il faudrait supposer qu'un groupe de réactions se produirait parce qu'il s'est déjà produit en présence d'un autre groupe de réactions et avec plus de facilité la centième fois que la première ;

4° Et non seulement la théorie loebienne reconnaît des changements de signe dans les Tropismes, mais même qu'un Tropisme peut cesser chez un animal. Ainsi, en ce qui concerne les Chenilles de

*Porthesia*, Lœb (1) dit qu'une fois alimentées, elles perdent au moins momentanément leur sensibilité phototropique. Ainsi donc un animal peut être, au moins à certains moments de son existence, *atropique*. Mais alors quels sont à ces moments les déterminants de ses mouvements ? La Chenille nourrie de *Porthesia* va-t-elle donc tomber dans l'immobilité, dans la paralysie totale ?

Sans doute, Bohn (35) a observé que des *Actinies* non excitées demeurent de deux à huit jours dans la même position, fermée ou épanouie. Les *Actinies* sont des animaux peu mobiles, assez mauvais exemples ici, et, en plus, le fait signalé à leur sujet est rare en comparaison de la multiplicité de ceux où, inexcités par des stimuli extérieurs, des animaux se meuvent. En ce qui concerne les Chenilles de *Porthesia* par exemple, il est certain que même après avoir mangé, elles rampent. Lœb remarque que, nourries, elles cessent seulement d'être orientées. Mais dans sa théorie, l'orientation, si elle est un des caractères primaires des Tropismes, n'est pas le seul nécessaire, et quelque importance qu'elle ait, elle en a moins dans le comportement des animaux que le mouvement lui-même.

Devant les exigences des faits, les théoriciens des Tropismes ont compris que la théorie, trop simpliste, ne suffisait pas à rendre compte du comportement animal. Ils ont décrit sous le nom de *sensibilité différentielle* un phénomène qui, voisin des Tropismes, en diffère cependant en ce sens qu'il est déterminé par un changement brusque d'intensité du stimulus. Lœb, créateur du mot en allemand, *Unterschiedempfindlichkeit*, n'a que peu insisté sur ce Tropisme hétérodoxe. Bohn, au contraire, lui donne une place importante dans le comportement des animaux. Ce dernier auteur à même tenté de formuler la loi de la sensibilité différentielle à peu près comme il suit : « Toute variation de l'éclairement (en cas de Phototropisme) tend à produire le changement de sens de la marche de l'animal, changement de sens qui peut se réaliser soit par une rotation de 180°, soit seulement par des oscillations autour de l'axe de marche. » Ceci est-il vraiment une loi ? Est-ce autre chose que la constatation d'un fait biologique assez banal, quoique nullement général, qu'on pourrait énoncer comme ceci : en général, un animal s'agite quand se produit brusquement une variation dans le milieu où il se trouve ? L'exemple classique de sensibilité différentielle est celui du *Spirographe* qui rétracte brusquement ses tentacules épanouis quand une ombre même légère, la fumée d'une cigarette par exemple, passe devant son aquarium. Que l'on attribue ce mouvement à une sensibilité spéciale nommée différentielle,

(1) Lœb n'est pas très clair sur ce point.

le besoin s'en fait-il réellement sentir et ne pourrait-on pas remarquer avec COTTE (**65**) : « Cela, il y a trente ans, aurait pu être expliqué comme maintenant sans que le mot de sensibilité différentielle fut prononcé ? » De deux choses l'une : ou la sensibilité différentielle est une véritable sensibilité, et alors l'explication traditionnelle lui suffit, ou elle est un phénomène physico-chimique, et alors les objections faites contre les Tropismes orthodoxes portent contre elle, à savoir : l'absence de généralité, d'uniformité, de constance et l'impossibilité de l'expliquer sans faire intervenir quelque chose pris du dedans de l'animal.

Un des reproches qu'adresse JENNINGS (**140**) à la théorie lœbienne des Tropismes est qu'elle considère les animaux comme des *substances* et non comme des *individus*. LŒB n'hésite pas, par exemple, à étudier le Galvanotropisme de *morceaux* de Méduses (**174**). Les stimuli sont représentés comme agissant sur le protoplasme et l'organisation de la matière vivante y est quelque peu dédaignée.

« Certains physiologistes comme LŒB, remarque BUDDENBROCK (**53**, p. 338) exposent de grandes théories sur l'action de la lumière sans s'inquiéter le moins du monde de la construction de l'œil par l'entremise duquel agit précisément cette action lumineuse. » BOHN essaye de défendre son maître (**40**) contre l'accusation de ne pas tenir compte du système nerveux dans le comportement de l'animal. Selon lui, LŒB n'a pas nié l'intervention du système nerveux dans les réactions tropiques, mais dit seulement que cette intervention n'était pas nécessaire. L'explication est spécieuse puisque tout un groupe d'animaux sont dépourvus de système nerveux. Il est pourtant avéré que dans la Théorie des Tropismes le système nerveux, et, en général, les organes de l'animal sont des inutilités parfois gênantes. D'où, comme instinctivement, les partisans des Tropismes se portaient au début, vers les *Protozoaires* pour y chercher des arguments favorables. Ce dédain, ou si l'on veut, cette méconnaissance de l'organe sensible entraîne la facilité à dédaigner la sensibilité de l'animal.

JENNINGS lui-même (**141**), porté à expliquer le comportement animal par la loi d'intérêt, hésite sur ce point : l'animal peut-il jouir ou souffrir ? Nos moyens d'investigation, répond-il, sont impuissants à nous le faire connaître. Et, en définitive, il considère la sensibilité animale comme un facteur douteux, bien qu'il juge en même temps que la théorie tropique soit une « tactique d'autruche » (**150**, p. 19).

Il est sûr que nous manquons d'étalon pour vérifier la sensibilité animale.

A. PICTET (**254**) essaye d'en constituer un basé sur les effets des traumatismes : quand l'homme se tord, c'est une preuve qu'il souffre;

si le Ver de terre se tord lorsqu'on vient de le couper, c'est donc une preuve qu'il souffre aussi. C'est raisonner par analogie. Mais Lœb et son Ecole ne peuvent-ils pas être incriminés de raisonner par analogie quand ils assimilent les animaux aux plantes en vertu du raisonnement suivant : Les plantes ne sentent pas et pourtant elles se meuvent, donc seulement par moyens physico-chimiques ; *donc*, les animaux lorsqu'ils se meuvent le font par le jeu des attractions et répulsions physico-chimiques et la sensibilité ne leur est pas nécessaire. Le raisonnement par analogie risque d'être un sophisme de concomitance, sans aucun doute. Cependant, en faveur de la sensibilité animale, nous avons la généralité des faits : la généralité des gestes de recul du sujet en face de la souffrance et de ses gestes de recherches du plaisir, la généralité du finalisme de fait entre les organes de la sensation et le but qu'ils ont à atteindre. Quand nous voyons un œil à un animal, nous nous croyons autorisés à penser que cet œil lui sert à voir. Sur quoi nous basons-nous, en définitive ? *Sur un seul fait*, à savoir que notre œil, à nous, nous permet la vision. Ne pourrons-nous de même conclure, du fait que notre œil nous occasionne des sensations agréables ou pénibles, que les sensations transmises à l'animal par son œil doivent être agréables ou douloureuses suivant que cet organe, en tout ou partie, fonctionne normalement ou non. Et ne pourrons-nous penser que l'animal comme l'homme souffre quand on lui blesse un œil ?

Les plus récents expérimentateurs des Tropismes reviennent peu à peu de l'ancienne méthode. Buddenbrock (**53**) et Tagliaferro (**293**) par exemple tentent d'étudier parallèlement au comportement des animaux, l'anatomie et la physiologie fines de leurs organes de sensibilité.

Très récemment, Rabaud (**263** *bis*) constatait que la Théorie de Lœb, fondée sur la symétrie des organes, n'explique pas comment, suivant les cas, *les mêmes muscles entrant en jeu*, l'animal va vers l'excitant ou en direction opposée. Chez une Araignée, *Argiope bruennichi*, chez des Orthoptères acridiens, *Stenobothrus bicolor*, *Caloptenus italicus*, il a obtenu des réactions ne concordant pas avec la conception de l'excitation symétrique et se déclare forcé d'admettre que Tropisme et tonus musculaire sont deux choses distinctes et qu'il y a une distinction entre translation pure et attraction. Ces réflexes ne portent pas sur les mêmes muscles, d'où il devient difficile de considérer comme de même nature tous les processus qui chez les animaux et les plantes produisent un effet d'orientation.

Il est à croire que la Théorie des Tropismes perdra beaucoup de sa réputation, les réactions trop simplistes qu'elle imagine étant rendues de plus en plus invraisemblables.

## DISCUSSION DE LA THÉORIE JENNINGSIENNE

Jennings écrit contre la théorie des Tropismes (**140**, 4) : « The theory of tropism does not go far in helping us to understand the behavior of the lower organisms; on the contrary their reactions are, as a rule, inconsistent with its fundamental assumptions. »

Evidemment ce qui le frappe le plus, c'est que la théorie lœbienne soit si peu vérifiée par les faits. Il essaye donc de mettre en accord avec les faits biologiques son propre système qu'il a soin de baser sur le seul Mécanisme, ce qui ne va pas, semble-t-il, sans le gêner parfois quelque peu.

Réduite à son ossature, voici sa théorie :

Il y a des stimuli externes. Leur action produit sur les animaux une réaction motrice non orientante, conforme à leur structure. L'animal stimulé réagit de façon à essayer diverses attitudes et, par sélection, finit par trouver la position favorable qui, par le fait, oriente son mouvement.

Mais qu'est-ce qu'une position favorable ? La pierre de touche des diverses attitudes pour déterminer la bonne, ne peut être que la souffrance en cas d'erreur. L'admettre serait retomber purement et simplement dans des idées anciennes sur le rôle protecteur de la douleur que Jennings paraît redouter sans doute comme anthropomorphiques. Il préfère imaginer une explication où la loi d'intérêt joue, mais en soi, pourrait-on dire, dégagée de toute sensibilité consciente, c'est-à-dire sans qu'y soit inclus les concepts de plaisir et de souffrance.

Son explication est à peu près la suivante : Dans l'animal circule une énergie résultant du dynamisme de ses continuels processus internes, parmi lesquels le métabolisme tient la plus large place. Cette énergie ne peut s'écouler, pour l'intérêt de l'animal, que par certains passages. Par exemple, les seuls rayons ultra-rouges ou jaunes-oranges sont *intéressants* pour *Bacterium photometricum*.

Si ces passages sont bouchés, l'énergie refoulée se porte d'un autre côté amenant une réaction motrice qui détermine des oscillations de l'organisme à la recherche d'une position où les passages normaux de l'énergie soient à nouveau dégagés.

Notons, en passant, que cette conception ressemble étrangement à la théorie du Tonus imaginée par Uexkull (**300**) : le tonus est comme un fluide coulant à travers un jeu de tubes, les nerfs, unis les uns aux autres, et s'équilibrant en quantité et pression. Des nerfs, le tonus passe dans les muscles ou cause sur eux la production d'un

fluide semblable les tendant ou les contractant. Il y a des vallons de tonus et des réservoirs de tonus, « une vraie machinerie » remarque JENNINGS lui-même. Il y a même un appareil contrôleur de la distribution du tonus : chaque muscle a son double dans le système nerveux et ce double a pour fonction de réglementer la pression du tonus pour causer la tension qui lui est nécessaire.

Tout ceci est très ingénieux, mais que sait-on de son existence?... Le même reproche atteint JENNINGS. Son explication du comportement animal est séduisante : elle paraît mieux rendre compte des faits que la Théorie lœbienne qui, théorisant en dehors de la réalité, veut forcer à frottements durs cette réalité à s'emboîter dans la Théorie. Mais elle a aussi ses points faibles.

Oui ou non, de l'avis de JENNINGS, le stimulus est-il impératif? Assurément oui, ou JENNINGS cesserait d'être déterministe physico-chimique. Comment admet-il alors que la loi d'intérêt régisse l'animal et le porte à rechercher un stimulus comme un aérostat qui cherche le courant favorable et l'ayant trouvé se laisse emporter par lui ? S'il y a choix, il n'y a pas mécanisme. Et s'il n'y a pas mécanisme, la Théorie de JENNINGS ne peut pas se réclamer des Tropismes mêmes hétérodoxes. Il ne veut voir dans le comportement animal qu'un état d'équilibre physico-chimique poursuivi dans le déroulement des processus métaboliques. Or, il s'y trouve quelque chose de plus. Le fait que l'auteur donne de la valeur à *l'habitude* pour permettre à un animal d'atteindre plus facilement sa position favorable en est une preuve.

Transposer le problème de l'extérieur de l'organisme à l'intérieur n'est pas en trouver la solution. Expliquer la régulation externe par réactions motrices au moyen de la régulation interne, c'est changer la question de place, non la résoudre, et, en définitive, c'est la ramener à cette constatation qui n'a rien de nouveau : L'animal se meut pour chercher la meilleure position qui lui permette de vivre. *C'est prétendre expliquer le mouvement de l'animal par une description de ces mouvements.*

Pourquoi cette régulation existe-t-elle ? Qui ou quoi détermine ces orientations successives, ces tâtonnements, ces essais inachevés quand ils sont perçus comme erreurs ? Il y a donc dans l'animal un point où convergent, comme au sommet d'un angle, les forces qui agissent sur lui pour se faire contrôler et choisir. Qui contrôle et choisit s'il n'y a en lui que des processus métaboliques ?...

La loi d'intérêt est sélectante.

Toute loi physico-chimique est brutale.

Donc, dans le comportement animal, ces deux lois, lorsqu'elles jouent, ne sont pas du même ordre; donc la loi d'intérêt n'est pas

réductible à une loi physico-chimique, et il y existe deux déterminismes différents.

### CRITIQUE D'ORDRE GÉNÉRAL

Il y a dans toute théorie tropique un concept qui demeure parfois assez imprécis : celui de *stimulus*.

Lœb pose que le stimulus imprime obligatoirement sa direction à l'animal ; Jennings que l'animal recherche la direction du stimulus. Qu'est-ce, au juste que la *direction du stimulus ?*

Nous comprenons facilement ce que peut être la direction du stimulus géotropique exercé par la gravité, celle du Rhéotropisme exercée par la pression d'un volume d'eau descendant d'amont en aval, celle du Galvanotropisme, exercée par un courant électrique, ou de l'Anémotropisme, exercée par le vent. Mais, déjà pour le Phototropisme, il y a du flottement dans cette notion. Bohn critique, et ce semble à juste titre, le terme de *rayon lumineux*, et le remplace par celui de *champ lumineux*. Du coup, le stimulus lœbien perd de sa valeur : la source lumineuse étant déterminée, c'est dans un demi-cercle (du côté de cette source ou à l'opposé, suivant le signe) du champ lumineux que l'animal est obligé de se mouvoir. Et alors, qu'est-ce qui le détermine mécaniquement à y suivre telle direction plutôt que telle autre ?... Même observation au sujet de l'Hydrotropisme.

Et où se trouve le stimulus du Stéréotropisme ? Quelle est la force d'origine externe qui oblige par exemple un ver de terre à ramper ?...

## EXPÉRIENCES PERSONNELLES

Il était inabordable de multiplier les expériences. Nous avons cru plus utile, pour le but que nous poursuivons, de nous en tenir à des cas très nets, présentant un Phototropisme indiscutable, si caractéristique que, de l'avis des partisans de la Théorie qui les ont examinés, ils sont en quelque sorte schématiques.

Nous avons donc poursuivi, avec la plus scrupuleuse attention, deux groupes d'expériences sur les animaux suivants :

1° sur les jeunes Chenilles de *Leucoma Phœorrhœa ;*

2° sur des *Helix arbustorum.*

Les jeunes Chenilles de *Leucoma phæorrhæa* (*Porthesia chrysorrhæa* de Lœb), sont, selon cet auteur, un des meilleurs types de Phototropisme positif. *Helix arbustorum* a, au contraire, d'après Buddenbrock (**53**) « l'horreur de la lumière », un Phototropisme négatif très accusé. Ces deux espèces animales offrent donc un très haut intérêt pour la vérification des phénomènes phototropiques.

## EXPÉRIENCES SUR LEUCOMA PHÆORRHÆA DONOVAN

### MATÉRIEL

Le genre de Lépidoptère liparide que Lœb désigne sous le nom de *Porthesia chrysorrhæa* a été scindé en *Arctornis chrysorrhæa Fuessl* et *Leucoma phæorrhæa Donovan*. La rectification a été faite dans « Novitates Zoologicæ, Journ. of. Zool. edited by Lord Rothschild, vol. XXIV, n° 2, 31 août 1917 ». Le premier se nomme vulgairement *cul-doré*, le second *cul-brun*, ce qui justifie déjà la distinction. En plus, la Chenille du premier porte deux lignes parallèles longitudinales rouges sur le dos, la Chenille du second, seulement deux boutons orangés sur les 9$^{me}$ et 10$^{me}$ anneaux. D'après les caractères qu'il en donne, c'est *Leucoma phæorrhæa* qu'a utilisée Lœb.

La Chenille de *L. phæorrhæa* est mieux connue que son nom des agriculteurs qui, en automne, voient leurs arbres fruitiers couverts de ses bourses de soie d'un blanc sale aux intersections des branches, bourses remplies de minuscules chenilles qui en sortent au printemps pour aller dévorer les bourgeons.

Vers la mi-novembre, j'ai recueilli sur des mirabelliers de la Chartreuse de Bosserville (près Nancy) un grand nombre de ces bourses, en coupant les branches qui les portaient.

Lœb signalait (**181**) que pour faire sortir ces Chenilles en hiver, il suffit d'exposer les bourses qui les contiennent à la chaleur. Je n'ai pu obtenir ce résultat. Des Chenilles extraites de leur gîte, placées dans un tube à essai et mises auprès d'une flamme ou sur un calorifère, demeurèrent inertes, hormis les réflexes d'impatience, pourrait-on dire, qu'elles manifestaient quand la chaleur devenait excessive. Pictet (**254**) déclarant qu'il lui avait été, à lui aussi, impossible de ramener ces Chenilles à l'activité en hiver, j'ai attendu qu'elles se décident à sortir spontanément au printemps.

Les bourses contenant ces Chenilles furent alors conservées dans de grands bocaux de verre fermés. Le 10 mars, je constatai que trois d'entre elles étaient sorties de leur nid. Le lendemain, j'en trouvai un grand nombre qui s'étaient collées sur la paroi éclairée des bocaux. En quelques jours, toutes les Chenilles avaient abandonné leurs nids et se trouvaient en nappes serrées sur le côté le plus lumineux des bocaux.

C'est de ces bocaux que je les tirais pour les expérimenter. Jamais je ne les y ai réintroduites après les expériences. Je suis donc certain que mes sujets remplissaient la condition essentielle de l'expérience : elles étaient toujours complètement à jeun (1).

## EXPÉRIENCES

### § I. — EN LUMIÈRE DIFFUSE

Expérience 1 : *Sur une plaque de verre horizontale.* — Je place 14 Chenilles sur une plaque de verre posée horizontalement sur une table, perpendiculairement au plan de la fenêtre située à environ un-demi mètre. Je les pose au hasard et je mets quelques bourgeons de sureau du côté opposé à la fenêtre.

Les Chenilles s'agitent et rampent dans tous les sens. L'animal s'agite d'abord, le pôle aboral restant fixé sur le verre : il tâte l'espace en décrivant avec sa tête et la plus grande partie de son corps des quarts de circonférence et quelquetois des demi-circonférences, et, après cet exercice, commence à ramper. 3 de mes Chenilles se dirigent d'abord vers la fenêtre, mais changent bientôt de direction. Une qui se trouve par hasard près d'un bourgeon de sureau va le goûter, semble-t-il, mais ne tarde pas à y renoncer.

Dans cette expérience je ne constate donc pas d'influence attractive de la lumière.

Expérience 2 : *Dans un cristallisoir avec des branches fraîches de mirabellier.* — De nombreuses Chenilles sorties du nid, et des bourses encore pleines de Chenilles sont placées dans un large cristallisoir avec des branches fraîchement coupées de mirabellier ne portant que

(1) Ce terme « à jeun », continuellement employé dans les expériences suivantes, signifie que ces jeunes Chenilles n'avaient encore jamais mangé.

des bourgeons à bois, bruns et durs. Le cristallisoir est penché selon un angle d'environ 30° de façon que le côté le plus bas soit opposé à la fenêtre située à un demi-mètre. Les Chenilles rampent dans l'ensemble du côté fenêtre donc du côté opposé aux branches qui se trouvent dans la partie basse du cristallisoir. Les Chenilles qui étaient tombées sur les branches les explorent, s'arrêtant longuement à la section de ces branches ; après quoi, plusieurs les quittent et rampent à même le verre du côté de la lumière. Un certain nombre reviennent en arrière vers une branche qu'elles explorent. D'autres, assez nombreuses, rampent dans tous les sens au fond du cristallisoir en tâtant l'espace.

Une bourse se trouve placée à l'intersection de deux branches. Les animaux qui en sortent descendent en masse à l'opposé de la lumière vers un bourgeon. Après l'avoir examiné, ils s'en écartent.

Deux heures après, je retrouve le plus grand nombre des Chenilles en haut de la paroi du cristallisoir où elles ont rampé du côté lumineux. Je coupe alors sur une des branches les bourgeons selon leur plan équatorial et repose cette branche dans le fond du cristallisoir. Je rejette ensuite un certain nombre de Chenilles dans le milieu du cristallisoir. Un assez grand nombre d'entre elles regagnent le côté lumière. Celles qui, ce faisant, frôlent la branche aux bourgeons coupés, y rampent, puis s'établissent sur le dernier bourgeon du côté lumineux. Un peu plus tard, je retourne le cristallisoir de 180° au moment où beaucoup de Chenilles se trouvent sur la paroi, en haut, côté fenêtre. Un certain nombre se trouvent fixé au cristallisoir, côté obscur. Deux heures plus tard, je ne constate aucun changement de position des Chenilles. Celles qui se trouvaient sur le côté du cristallisoir opposé à la lumière s'y trouvent encore et semblent vouloir reconstituer une bourse : elles ont sécrété entre elles leur fil ténu. A remarquer que les chenilles qui s'étaient arrêtées sur des bourgeons coupés avant d'avoir atteint le côté éclairé du cristallisoir, y sont demeurées.

De cette expérience se dégage pour moi l'impression que si le premier geste de ces Chenilles est de rechercher la lumière, cependant le geste essentiel est de rechercher de la nourriture, ainsi que le démontrent leurs explorations, leurs arrêts aux branches susceptibles de porter des bourgeons, et aux bourgeons n'ayant que l'apparence d'une nourriture possible. L'attrait exercé sur elles par la lumière ne paraît pas dans tous les cas impératif.

Expérience 3 : *Dans un cristallisoir à plat.* — Dans un cristallisoir à plat, à un 1/2 mètre de la fenêtre, je place des branches de mirabellier dont quelques-unes s'appuient par leur sommet à la

paroi du vase. Je pose aussi des bourgeons de poirier très ouverts, tous placés du côté opposé à la lumière. L'entrecroisement des branches nombreuses produit des ombres assez accentuées. Je pose enfin au milieu du cristallisoir des bourses d'où les Chenilles sortent. Les Chenilles se mettent à grimper le long des branches, puis redescendent.

5 h. 45. — Un paquet de chenilles est posé délicatement sur un bourgeon de poirier. Ces chenilles se répandent rapidement sur ce bourgeon et ne le quittent plus.

6 heures. — J'observe que, sur une branche posée à plat dans le fond du cristallisoir et zébrée de lumière et d'ombres, deux chenilles rampent rapidement en sens inverse l'une de l'autre. La branche étant mince, à un certain moment elles se rencontrent, s'arrêtent un instant, puis se doublent l'une et l'autre, chacune continuant sa marche dans la direction qu'elle suivait.

6 h. 10. — Un autre bourgeon de poirier, très à l'ombre dans le fond du cristallisoir s'est couvert de Chenilles.

D'autres ne cessent d'explorer dans tous les sens les bourgeons à bois de mirabellier évidemment trop durs pour elles; elles montent et descendent le long des branches.

6 h. 15. — Une Chenille attire mon attention : arrivée au bourgeon terminal d'une branche qui pointe dans l'espace, elle s'est fixée par le pôle aboral sur la fine pointe de ce bourgeon et complètement dressée dans l'espace, elle en tâte toutes les directions. Au même moment, une autre, fixée de la même façon sur la paroi du cristallisoir, se livre au même exercice.

Plus encore que l'expérience précédente, celle-ci donne l'impression de recherche de la nourriture par les Chenilles : le facteur lumière ne paraît pour ainsi dire pas agir sur la direction de leurs mouvements.

Cette expérience a été recommencée plusieurs fois en donnant des résultats identiques.

Expérience 4 : *Dans un tube à essai* (Fig. 4). — Des Chenilles au nombre de 12, sont placées dans un tube à essai, du côté fermé et ce tube est orienté, son grand axe perpendiculaire à la fenêtre, le bout ouvert se trouvant de ce côté. Longueur du tube : $15^{cm}$.

Cinq minutes après (à 5 h. 30 du soir, en réalité 4 h. 30, à cause du changement légal) elles grimpent de façon à venir au plafond du tube, et tout de suite s'orientent du côté lumière. Une seule est restée sur le plancher du tube, deux autres s'arrêtent à mi-chemin du plafond.

5 h. 40. — 3 ont rampé du côté lumière et sont déjà à moitié du tube ; 5 sont au quart à partir du point de départ. Les autres n'ont pas bougé.

5 h. 45. — Une que j'appelle A, qui est très rapide, a déjà couvert les 3/4 du tube. Les autres sont revenues en arrière avec des vitesses d'ailleurs inégales, excepté une que j'appelle B qui est redescendue sur le plancher du tube et marche vers la lumière.

5 h. 55. — A est revenue en arrière et se joint au groupe qui s'est arrêté. B marche rapidement en arrière.

6 heures. — A quitte le groupe et repart en avant. B et deux autres sont maintenant sur le plancher du tube, A est bientôt très près de l'ouverture du tube, à 2$^{cm}$ environ.

6 h. 05. — B hésite, puis remonte au plafond du tube, avance jusqu'à environ 8$^{cm}$, hésite et revient ; A a un moment d'arrêt, tourne sur place et hésite.

6 h. 10. — A revient en arrière d'une façon très décidée.

6 h. 15. — A est presque à moitié du tube dans sa marche en arrière.

6 h. 17. — A continue à marcher vers l'ombre.

6 h. 19. — A retourne et reprend sa marche vers la lumière par le plafond du tube.

6 h. 22. — A est au bout du tube, côté fenêtre. Elle explore la tranche du bord.

6 h. 25. — A est descendue le long de la tranche et rentre dans le tube. Les autres Chenilles n'ont pas ou plus bougé.

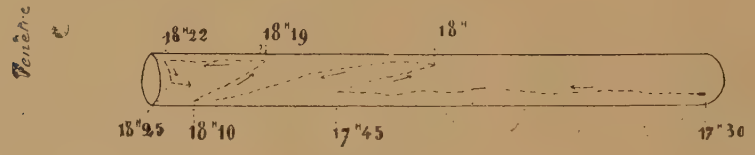


FIG. 4.

Cette expérience me semble montrer dans son ensemble que l'action attractive exercée par la lumière sur les Chenilles n'est pas impérative. Le schéma ci-contre (fig. 4, qui n'indique que la marche de la Chenille A) le fait particulièrement sentir. J'estime d'ailleurs que la rectitude relative de la marche est due au faible diamètre du tube qui impose sa direction à l'animal.

Expérience 5 : *Dans un tube ouvert aux deux extrémités* (fig. 5). — Cette expérience, très voisine de la précédente, a pour but de vérifier

celle-ci et aussi de l'amplifier. Car ce tube est ouvert aux deux extrémités et plus long que le précédent (45 centimètres). Je place ce tube perpendiculairement à la fenêtre, horizontalement à 10 h. 1/2 du matin. Les Chenilles, au nombre d'environ vingt-cinq, sont posées juste au milieu du tube. Aussitôt elles semblent vouloir se mettre toutes à ramper du côté de la fenêtre. Une d'elles (A) se détache des autres et prend rapidement de l'avance.

11 heures. — Elles sont réparties des centimètres 15 à 5 (la numérotation étant comptée à partir de l'ouverture du côté lumière).

11 h. 1/2. — Elles sont divisées en trois groupes : deux, à deux centimètres de l'ouverture ; d'autres un peu plus loin ; d'autres à environ quinze centimètres. Ce dernier groupe est le plus compact : il compte environ quinze individus.

11 h. 35. — A est arrivée à l'ouverture du tube et l'explore, le pôle aboral demeurant collé à la partie supérieure du bord et le corps girant dans l'espace.

12 heures. — Une seconde Chenille est arrivée à l'ouverture. Les deux (A et B) explorent le bord et ne paraissent pas vouloir s'en détacher.

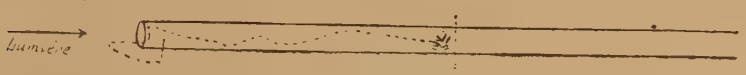


FIG. 5.

1 h. 30. — Excepté A et B, les autres Chenilles ont pris une position de groupement et d'inertie.

2 heures. — A est sortie du tube et marche droit devant elle, du côté lumière sur un carton sur lequel le tube est posé. Elle se trouve à deux centimètres environ en-dehors de ce tube. Elle fait rapidement demi-tour et semble tenter de revenir vers le tube mais passe à un centimètre à gauche et poursuit son chemin en sens inverse de la lumière.

2 h. 5. — A marche perpendiculairement au grand axe du tube, le rejoint à un centimètre de l'ouverture et y grimpe latéralement.

2 h. 10. — A rampe par l'extérieur du tube jusqu'à un centimètre de l'ouverture puis s'y tient en agitant sa tête selon des arcs de circonférence de 100-120°. B n'a pas quitté le bord du tube.

De 2 h. 10 à 7 heures du soir, la situation demeure inchangée, excepté que vers 7 heures, B sort du tube et fait quelques centimètres en avant.

Dans cette expérience, je constate que la lumière exerce assurément un attrait sur ces Chenilles, puisqu'aucune des vingt-cinq en

observation ne s'est dirigée à contre lumière, — que, pourtant, cet attrait est loin d'être une attraction automatique, puisqu'en plusieurs heures, deux seulement ont couvert, du côté de la lumière, une distance de vingt-deux demi-centimètres, — que d'autres facteurs que la lumière interviennent certainement dans leur comportement, puisqu'une Chenille étant sortie du tube, tend à y rentrer en rampant en sens inverse des rayons lumineux, semblant chercher un substratum cylindrique, peut-être parce que sa forme rappelle celle des branches d'arbres.

Expérience 6 : *Sur un morceau de bois oblique.* — J'indique ici cette expérience sans en donner la figure que j'ai faite, parce que le dessin en est tellement embrouillé qu'il serait peu lisible. Elle n'offre d'intérêt que parce que du fait même de l'embrouillement de la marche des Chenilles, il ressort l'impression qu'elles explorent dans tous les sens le singulier support que je leur ai offert, en vue de satisfaire un appétit sans doute très aiguisé, et sans se laisser influencer ni par le Phototropisme positif ni par le Géotropisme négatif.

J'emploie un long porte-plume en bois cylindrique du diamètre d'un stylographe fixé par sa plume sur le bouchon d'un flacon, de telle façon qu'il soit oblique à 45° et orienté en sens inverse de la lumière. Le bouchon dépasse le flacon de deux centimètres.

2 heures. — Je pose cinq Chenilles sur le milieu du porte-plume. Une (A) ne tarde pas a descendre et arrive à la plume.

2 h. 10. — A descend le long de la plume. Les autres Chenilles ne bougent pas ou très peu. Une, pourtant, montre une tendance à monter.

2 h. 15. — A est arrivée par la plume au bouchon du flacon. Elle rampe sur lui du côté lumière, opposé au porte-plume. Arrivée sur le bord, elle hésite, tâte l'espace et semble ne pas oser s'engager sur le flanc.

2 h. 20. — Une seconde Chenille (B) se met à descendre le long du porte-plume. Puis elle revient à son point de départ. A continue à faire le tour du bouchon dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Arrivée au point où la plume est piquée, elle tâte la plume, puis continue son tour.

2 h. 30. — A est descendue tout le long du flanc du bouchon, côté fenêtre. Les trois Chenilles demeurées sur le porte-plume au point où elles ont été posées, tournent dans une aire très réduite.

2 h. 35. — A est remontée sur le bouchon, puis le long de la plume. Elle arrive à la base du porte-plume dont elle fait le tour.

2 h. 45. — A redescend le long de la plume. Parvenue au bouchon, elle marche franchement dans le sens de la lumière.

2 h. 50. — A tourne autour du bord du bouchon et tâte la plume au passage.

3 heures. — A continue de tourner autour du bouchon; B est descendue au bord du porte-plume.

3 h. 10. — A explore la paroi verticale du bouchon; B fait le tour de la surface horizontale du bouchon.

3 h. 15. — A est au milieu de la paroi verticale du bouchon; B est remontée par la plume sur le porteplume.

3 h. 30. — A est remontée sur le bouchon; B est redescendue sur le bouchon. Une troisième Chenille (C) est au bas du porteplume et descend vers la plume.

3 h. 45. — A est descendue du bouchon sur le goulot du flacon; B descend le long de la paroi du bouchon; C est remontée rejoindre les deux autres Chenilles, inertes au point où elles ont été posées.

3 h. 50. — C est descendue à la base du porteplume.

3 h. 55. — A et B sont sur le bord du goulot du flacon; C est remontée sur le porteplume.

4 heures. — A est sur le bord du flacon; B est remontée sur le bouchon; C sur le bord du porteplume.

4 h. 15. — A fait le tour du goulot du flacon; B sur la paroi verticale sur le bouchon; C sur le bouchon.

4 h. 25. — A et B sont sur le bord du flacon; C est sur le bouchon.

A partir de cette heure, les Chenilles tombent peu à peu dans un état de moindre activité et demeurent à la position qu'elles occupaient à 4 h. 25, toute la soirée. Le lendemain matin, à 10 heures, quand j'arrête l'expérience, elles y sont encore.

Expérience 7 : *Dans un tube de 15 centimètres portant un manchon noir de 4 cm et demi* (fig. 6). — Ce tube à essai fermé à une extrémité est placé horizontalement sur une table et repose sur un livre assez épais. Il est perpendiculaire au plan de la fenêtre et porte à 3 centimètres de son extrémité ouverte, qui est du côté de la fenêtre, un manchon en papier très opaque, de 4 cm. et demi.

10 h. 20. — Une quinzaine de Chenilles sont placées à l'extrémité fermée.

L'une d'entre elles arrive rapidement au bord du manchon, s'arrête et hésite.

10 h. 35. — Deux Chenilles ont traversé le manchon opaque. Une (A) sort du tube et rampe sur le livre en faisant un angle de 45°

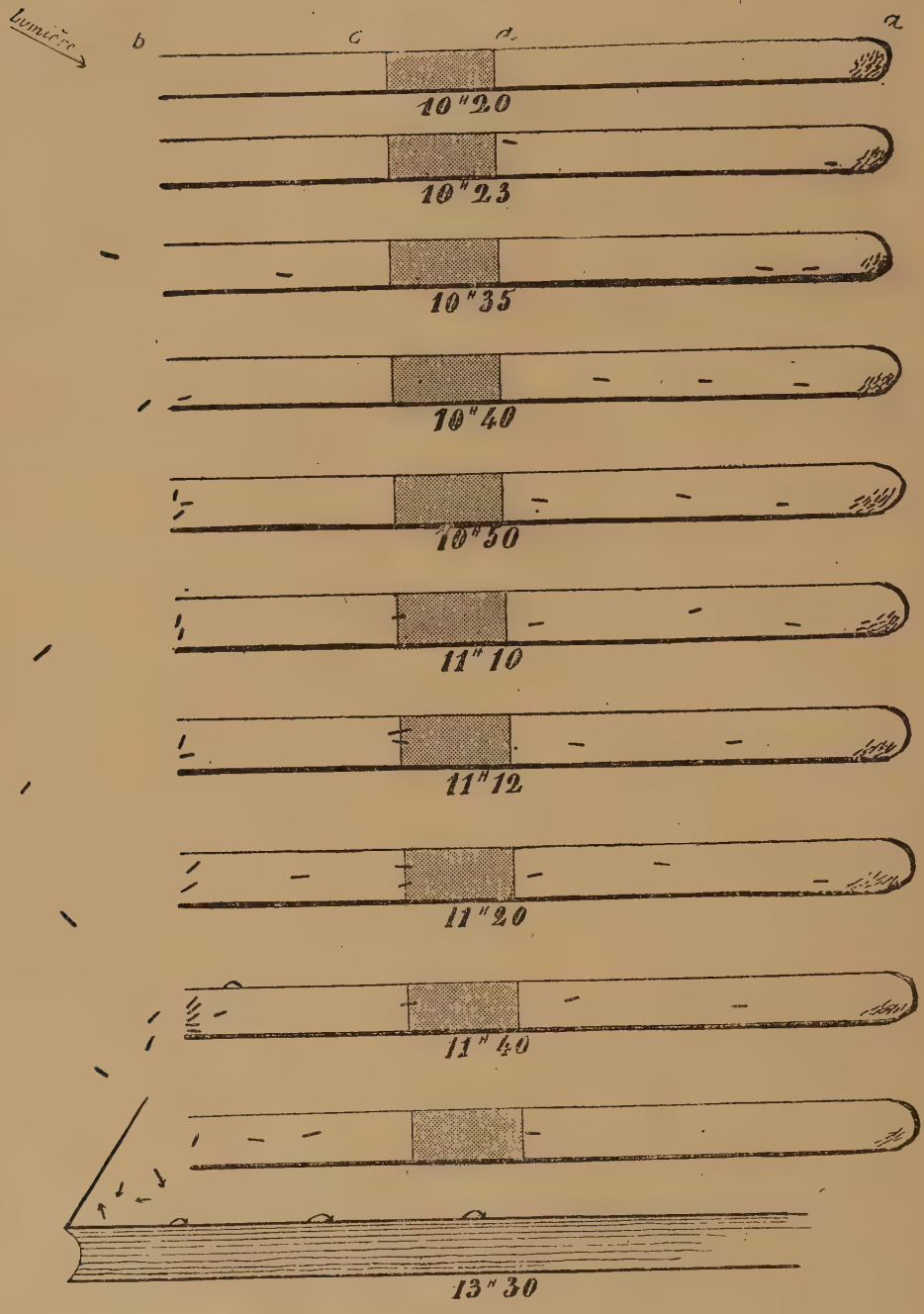
lumière
b
c
d
a
10"20
10"23
10"35
10"40
10"50
11"10
11"12
11"20
11"40
13"30

FIG. 6.

avec l'axe du tube, puis se retourne sur place de 180° et revient au tube dans lequel elle rentre.

10 h. 40. — A sort une seconde fois du tube et y rentre presque aussitôt.

10 h. 50. — Une troisième Chenille est arrivée à l'extrémité du tube.

10 h. 55. — A est sortie du tube et s'est éloignée de 4 centimètres.

11 h. 10. — A est revenue au tube. Une quatrième Chenille dépasse le manchon du côté lumière.

11 h. 12. — Une cinquième Chenille apparaît à la limite du manchon et s'y maintient.

11 h. 20. — Cette Chenille est encore sur la limite du manchon. Une autre y arrive et s'y maintient.

11 h. 40. — Les deux Chenilles précédentes ont quitté le manchon. Il y en a maintenant six sur l'extrémité du tube. Une septième arrive à la limite du manchon.

11 h. 50. — Cinq Chenilles sont sur l'extrémité du tube. Une autre a grimpé sur le tube et marche en sens inverse de la lumière. La septième rampe vers l'extrémité.

13 h. 30. — Les sept Chenilles sont sorties du tube et rampent sur le livre sur lequel il est posé, dans tous les sens ; trois d'entre elles rampent nettement en sens inverse de la lumière, en suivant la tranche du livre.

Cette expérience me paraît montrer d'une façon frappante à quel point un tube allongé et étroit impose leur direction aux Chenilles, puisqu'aussitôt sorties de ce tube, elles divaguent dans tous les sens, y compris le sens inverse de la direction des rayons lumineux. J'estime que si Lœb a obtenu des résultats si frappants de netteté sur le Phototropisme positif des jeunes Chenilles de cette espèce, c'est qu'il les maintient dans de longs tubes fermés aux deux extrémités, ou, ce qui revient au même, les fait partir de l'extrémité ouverte vers l'extrémité fermée. Leur attrait (je ne dis pas *attraction*) pour la lumière les fait se coincer dans ce cul-de-sac, alors que si cette extrémité se trouve ouverte, elles explorent dans toutes les directions, comme cela se voit ici.

Pictet (**254**) a déjà fait une remarque analogue.

## § II. — EN LUMIÈRE SOLAIRE

Expérience 8 : *En tube horizontal* (fig. 7). — Un tube à essai d'une longueur de 45 centimètres est placé horizontalement et perpendiculairement à une fenêtre ensoleillée de façon que le soleil éclaire directement l'extrémité la plus proche de la fenêtre (La correction du déplacement lumineux est faite, quand cela est nécessaire, pendant la

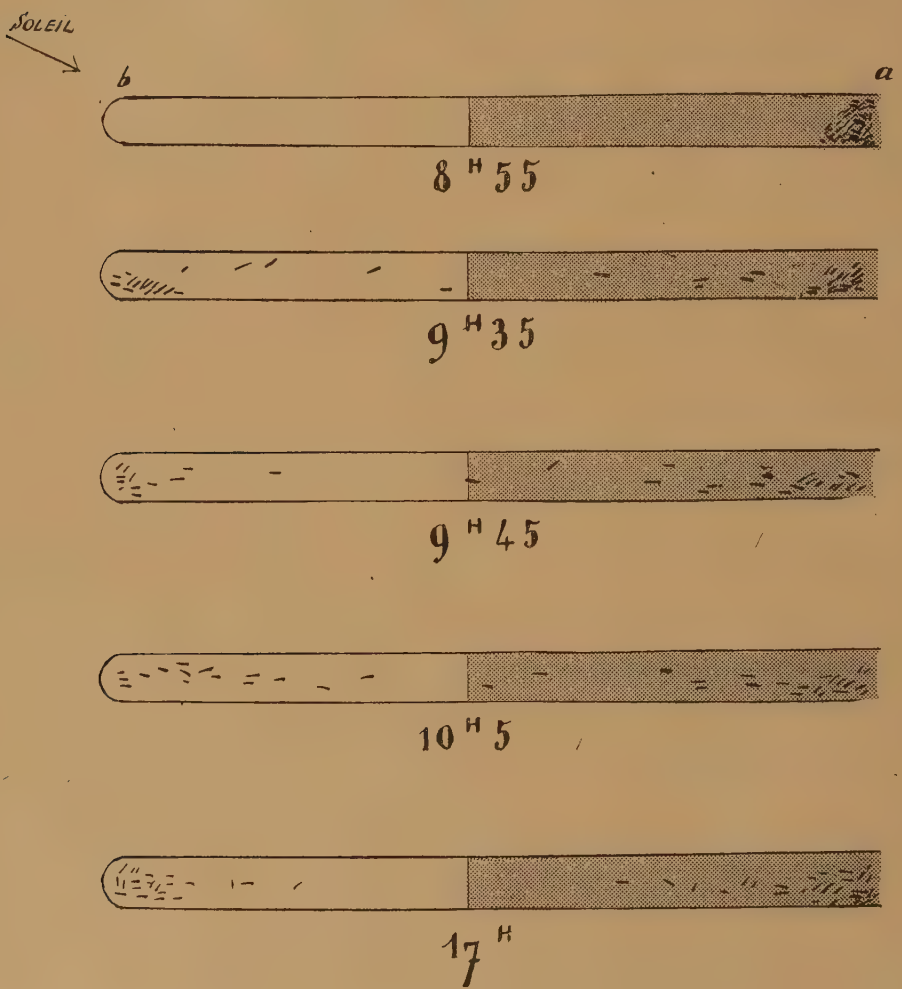


FIG. 7.

durée de toutes ces expériences au soleil, aussi délicatement que possible, à la main).

Un paquet de jeunes Chenilles à jeun est placé en *a* et leurs positions sont relevées de 5 minutes en 5 minutes. de 8 h. 55 à 10 h. 5. La figure 7 indique cinq moments de ces positions.

De 8 h. 55 à 9 h. 35, des Chenilles sont parties de *a*, se détachant lentement du groupe initial, savoir : deux à 9 h. 5. Dès 9 h. 20, des Chenilles étaient arrivées à l'extrémité *b* du tube. A 9 h. 35, elles occupent les positions indiquées.

A partir de cette heure, plusieurs ayant atteint *b* reviennent en arrière vers *a*, comme le montre la figure correspondante à 9 h. 45. A 10 h. 5, il y a une stabilisation. L'on voit les positions définitives, pourrait-on dire, des Chenilles, à 17 heures.

Les observations que permet cette expérience sont : — La mise en marche est assez rapide, mais individuelle. Ce manque d'ensemble paraît indiquer l'absence de facteur automatique de portée générale déterminant le comportement de ces animaux. — Après neuf heures d'exposition au soleil, une notable partie des Chenilles n'a pas pris le départ. — Les mouvements de retour vers *a* de certaines Chenilles indiquent nettement que l'attrait, indéniable, exercé sur ces Chenilles par la lumière, n'est pas impératif.

Je dois signaler que l'expérience suivante, réplique de celle-ci, serait, *si elle était considérée isolement*, de nature à donner satisfaction aux partisans des Tropismes.

Expérience 9 : *La même que la précédente.* — L'expérience précédente a été refaite avec un tube plus court (13 cm) et un nombre moins considérable de Chenilles. Durée : 55 minutes.

J'ai constaté le même départ individuel progressif, — plus de netteté dans le dessin de mouvement, toutes les Chenilles ayant quitté le point de départ. Toutes ne sont pas arrivées à l'extrémité ensoleillée, mais celles qui y sont parvenues n'ont pas rétrogradé.

Expérience 10 : *En tube horizontal* (fig. 8). — Le tube est placé horizontalement, perpendiculaire au plan d'une fenêtre, mais un écran projette une ombre à peu près sur la moitié de ce tube de 45 centimètres, du côté de la fenêtre. Le tube est bouché de ce côté. Des Chenilles à jeun sont placées en *a*. Les positions des Chenilles sont relevées de 5 minutes en 5 minutes de 13 heures à 13 h. 40. Nous en indiquons trois.

Les Chenilles partent individuellement vers *b*. A 13 h. 5, une arrive à la limite de l'ombre, suivie rapidement par d'autres. A 13 h. 12,

quelques unes arrivent en *b*, L'on voit sur la figure la situation générale à 13 h. 25. A 13 h. 40, la stabilité s'établit : à partir de cette heure, aucun changement notable pendant plusieurs heures.

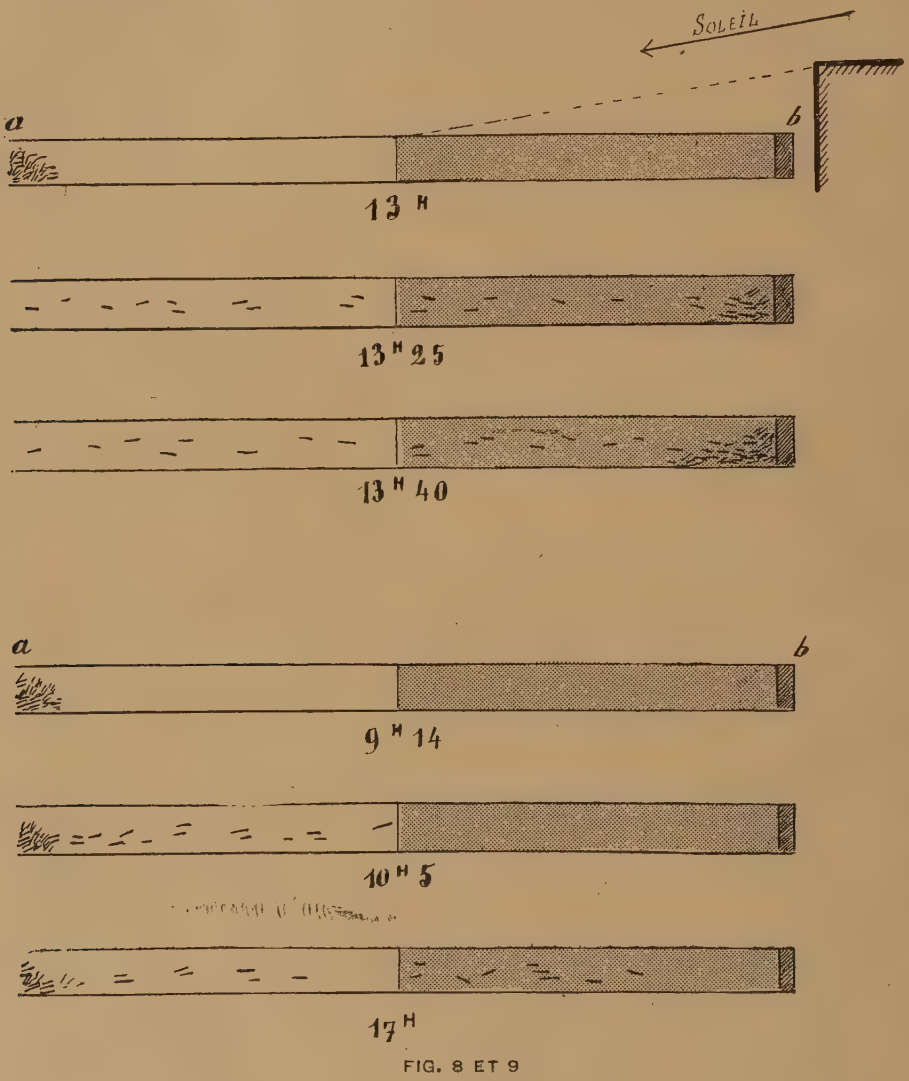


FIG. 8 ET 9

Expérience 11 : *La même que la précédente* (fig. 9). — La même expérience reprise exactement dans les mêmes conditions, un autre jour, donne des résultats bien plus lents, puisqu'après 51 minutes, une

seule Chenille a couvert environ 20 centimètres et qu'après presque 8 heures, quelques Chenilles seulement ont pénétré dans la partie sombre, aucune n'a atteint *b*, et le gros de la troupe n'a pas quitté le point de départ.

Ces expériences qui sont la reproduction exacte de certaines expériences de Lœb nous ont donné des résultats beaucoup moins précis qu'à ce maître. Malgré l'attrait exercé par la lumière, il est visible que les mouvements manquent de généralité et de rapidité, ce qui me paraît écarter l'hypothèse qu'ils sont déterminés par une action mécanique.

Expérience 12 : *En tube horizontal* (fig. 10). — Cette expérience montre la répugnance que les Chenilles ont pour l'ombre. Le tube horizontal (de 45 centimètres) est enfoncé dans une boîte opaque

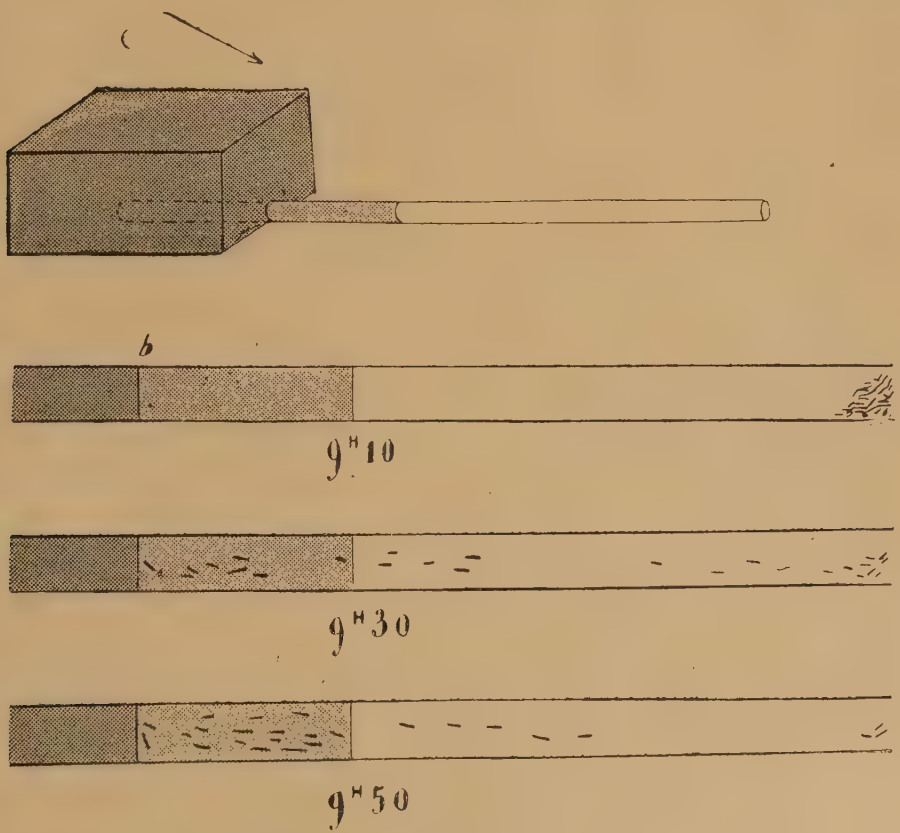


FIG. 10.

de telle sorte que 25 centimètres se trouvent au dehors. L'appareil est exposé au soleil et la boîte porte sur le tube une ombre de 8 centimètres. Le grand axe du tube est perpendiculaire au plan de la fenêtre. Des Chenilles à jeun sont mises en *a*. Le départ est rapide. Dès 9 h. 20 (l'appareil ayant été mis en place à 9 h. 10) il y a des Chenilles dans l'ombre portée. A 9 h. 25, une arrive en *b*, s'arrête et rétrograde. Une autre y arrive ensuite, s'arrête et ne rétrograde pas. Les Chenilles ne viennent pas s'accumuler en *b*, mais restent dispersées dans la proportion de 2/3 à l'ombre environ et 1/3 à la lumière, situation qu'elles gardent plusieurs heures dans la suite. (A 14 heures, la situation est en effet la même qu'à 9 h. 50).

Expérience 13 : *En tube horizontal* (fig. 11). — Un tube horizontal, ouvert aux deux extrémités, est placé parallèlement à une fenêtre ensoleillée où le soleil entre obliquement. Uu écran porte ombre sur environ la moitié du tube. Un paquet de Chenilles à jeun est placé à l'extrêmité *a* ensoleillée du tube, à 13 h. 45. Dès 13 h. 50, quelques-unes commencent à entrer dans la région sombre. A 14 heures, trois seulement n'ont pas pris le départ. Le reste se répartit dans la lumière et l'ombre selon le dessin indiqué : deux Chenilles sont arrivées à l'extrémité *b*.

A 14 h. 40, il y a 3 Chenilles en *a*, toutes les autres sont passées dans la région sombre et 8 d'entre elles, parvenues en *b*, sont sorties du tube et rampent en éventail sur la table qui supporte le tube.

Par cette expérience paraît nettement vérifiée la cause d'erreur introduite par Lœb dans l'interprétation du comportement de ces Chenilles lorsqu'il tire des conclusions générales à ce sujet sur des données fournies par leur examen dans le cas particulier d'un tube allongé fermé aux deux extrémités. Ici, le tube est ouvert, les Chenilles en sortent. Lœb, il est vrai n'a pas dit ou laissé entendre qu'elles ne devaient pas en sortir. Mais, contrairement à ce qu'il est permis de croire qu'il pensait, en étant sorties, ces Chenilles au lieu de ramper en ligne droite, divaguent en éventail. Donc, c'est bien le tube qui leur imposait la marche rectiligne et non pas quelque stimulus tropique.

De plus, qu'on remarque qu'ici le tube n'est pas dans le sens de la direction des rayons lumineux : ceux-ci tombent latéralement sur lui selon la direction R-R' donc, d'après la Théorie des Tropismes, les Chenilles devraient progresser selon la direction R'-R et non pas selon la direction *a-b*.

Les mêmes observations sont suggérées par l'expérience suivante.

Expérience 14 : *La même que précédemment avec une légère variante de dispositif* (fig. 12). — Le tube est ici disposé de façon que les rayons solaires tombent perpendiculairement à son grand axe.

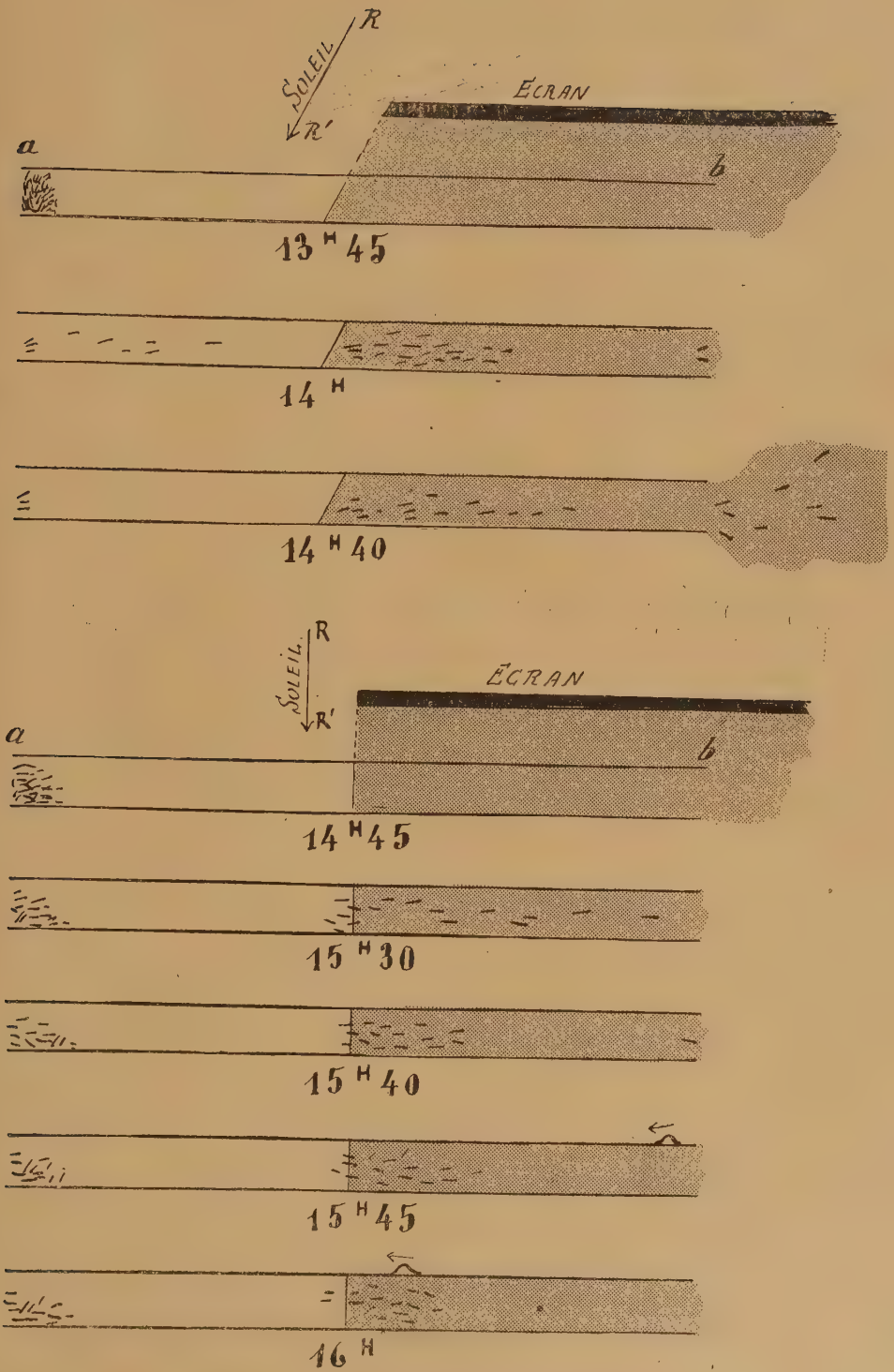
R
SOLEIL
R'
ECRAN
a
b
13 H 45
14 H
14 H 40
R
SOLEIL
R'
ECRAN
a
b
14 H 45
15 H 30
15 H 40
15 H 45
16 H

FIG. 11 ET 12.

Le départ des Chenilles est donné à 14 h. 45.

Dès 14 h. 50 une d'entre elles atteint la limite de l'ombre. Jusqu'à 15 h. 30, il y a marche en avant. Puis des reculs se produisent (15 h. 40) hormis pour une seule Chenille qui à cette heure atteint

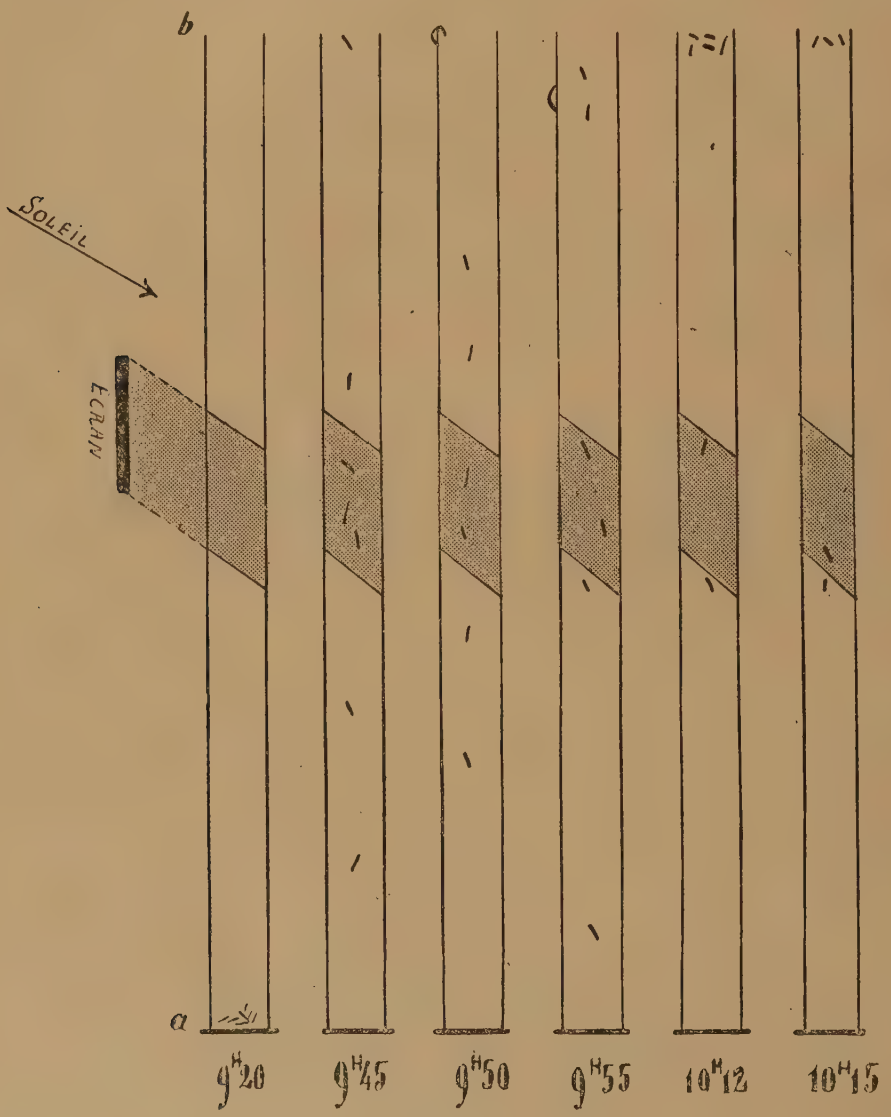


FIG. 13.

l'extrémité *b* du tube, en sort (15 h. 45) grimpe *sur* le tube et rampe dans la direction *b-a* (16 heures).

A noter qu'un plus grand nombre de Chenilles que précédemment n'a pas quitté le point de départ *a*.

Normalement la direction théorique était R'-R : aucun sujet ne devait quitter *a*, mais tous devaient s'accumuler sur le plafond du tube en ce point.

De ces expériences ne retient-on pas l'impression que quelques-unes de ces Chenilles affamées, plus sensibles à l'aiguillon de la faim que les autres, se mettent en marche d'exploration droit devant elles, et, quoique préférant la lumière, n'hésitent pas à entrer dans l'ombre avec l'espoir d'y trouver quelque aliment ?

Expérience 15 : *Tube vertical* (fig. 13). — Un tube vertical de 45 centimètres, est placé contre le rebord blanc de cette fenêtre éclairée par le soleil. Il y a une courte ombre portée par un écran sur le tube, vers le milieu.

7 Chenilles à jeun sont placées à l'extrémité inférieure *a* fermée.

Toutes partent quoique à des moments différents. Il semble qu'elles ralentissent leur marche en traversant la zone d'ombre.

Le départ ayant commencé à 9 h. 20, une Chenille atteint le haut *b* du tube à 9 h. 45. Elle en sort puis rampe sur le tube vers le bas (9 h. 50 - 9 h. 55) puis remonte et rentre dans le tube. A 10 h. 15, deux des 5 Chenilles qui se trouvaient en *b* (10 h. 12) quittent le tube et s'élèvent en rampant sur le mur dans toutes les directions.

On remarquera qu'une Chenille est redescendue dans le tube entre 9 h. 50 et 9 h. 55.

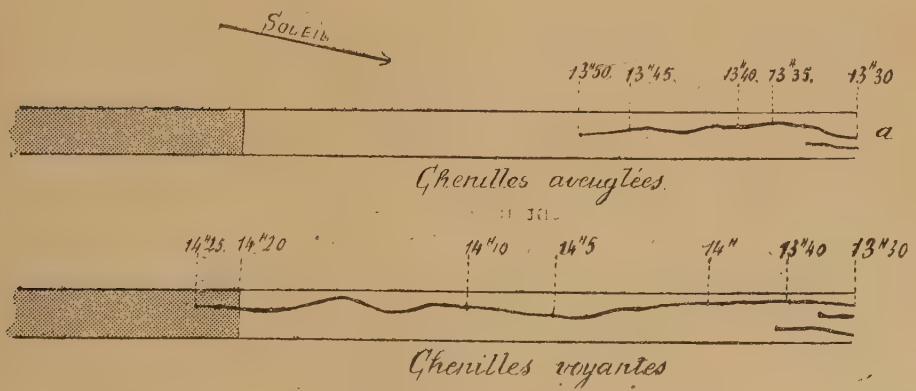


FIG. 14.

Ici encore le tube impose la direction rectiligne, et si l'on veut absolument voir du Géotropisme dans le fait que ces Chenilles montent, pourtant, quelquefois ce Géotropisme fait défaut, et en tous cas, il n'agit pas hors du tube.

Expérience 16 : *Tube horizontal avec des Chenilles aveugles et voyantes* (fig. 14). — Un tube horizontal ouvert aux deux extrémités est disposé perpendiculairement à une fenêtre ensoleillée. L'extrémité du côté fenêtre reçoit une ombre portée, le reste du tube est exposé la lumière solaire. Cinq Chenilles à jeun y sont placées en *a*, à 13 h. 30 : trois sont normales, deux aveugles.

Il n'est pas très aisé d'aveugler une jeune Chenille de *L. phœorrhœa* qui ne mesure qu'un petit nombre de millimètres. Je pense y avoir réussi en usant du procédé suivant : avec une pinceau extrêmement fin, je dépose sur la tête de l'animal sous forme d'un capuchon qui la recouvre entièrement une couche mince de couleur moite d'aquarelle non corrosive, par exemple, de la terre de Sienne. Cette couleur sèche rapidement et forme un masque opaque.

Dans la figure 14, j'ai donné deux dessins de tube. En réalité, les Chenilles aveugles et voyantes ont été observées dans le même tube.

On remarquera qu'une seule Chenille de chaque groupe a pris réellement le départ, toutes les autres s'étant arrêtées après quelques mouvements hésitants.

La Chenille aveugle comme la voyante a pris la direction *a-b*, ce qui montre une fois de plus le rôle du tube dans la direction prise par ces animaux.

L'aveugle a d'abord été plus rapide que la voyante, mais à 13 h. 50, s'est immobilisée définitivement, ce que la voyante n'a fait qu'à 14 h. 25, dans la partie sombre du tube.

Expérience 17 : *Sur une surface plane* (fig. 15). — Sur une surface plane horizontale, légèrement rugueuse, un carré de soleil se découpe franchement dans l'ombre (10 h.). (Cette surface est représentée deux fois sur la figure). Deux Chenilles sont placées successivement en *a*. L'observation dure exactement une heure pour chacune.

Leur marche à toutes deux les conduit directement vers l'ombre en perpendiculaire des rayons solaires. Dans l'ombre, leurs trajectoires deviennent compliquées. Une seule rentre un instant à la lumière.

Ces dessins ne donnent aucunement l'impression de l'action d'un Tropisme.

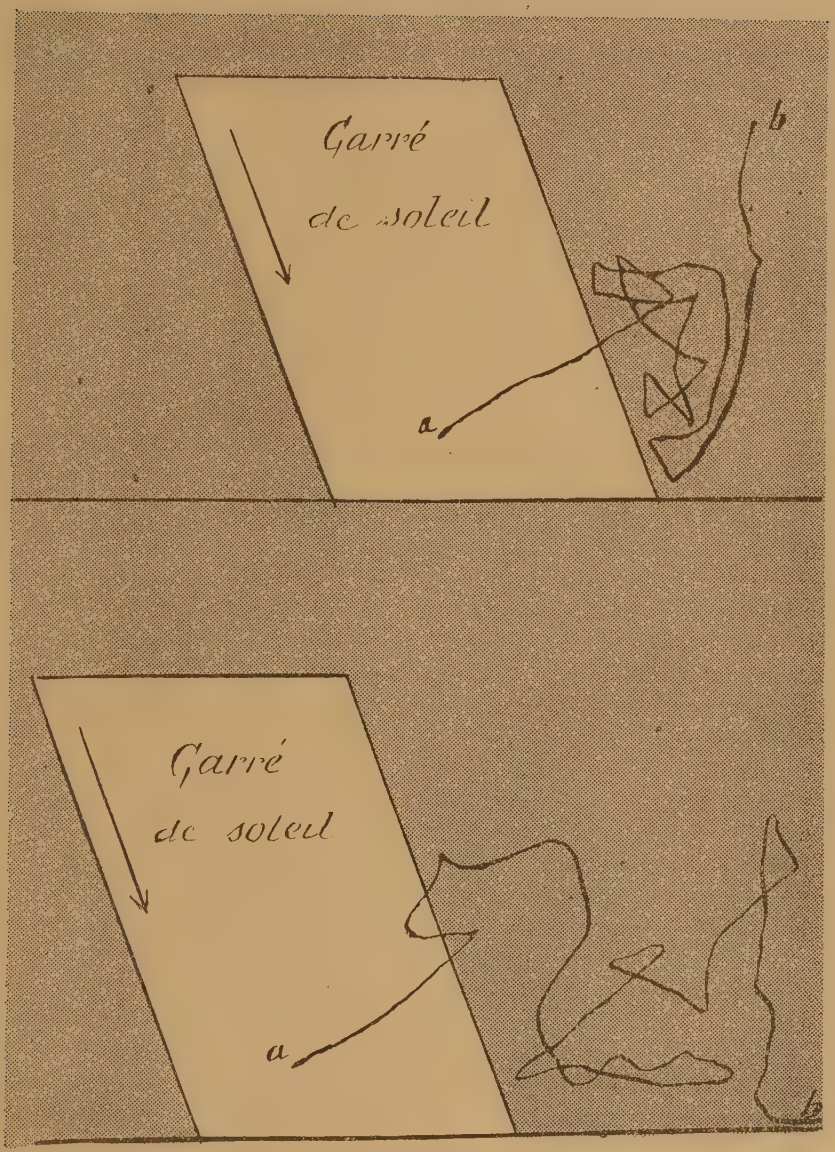


FIG. 15.

## § III. — A L'OBSCURITÉ

Expérience 18 : *Dans une boîte opaque* (fig. 16). — Une boîte opaque est percée à la base d'un trou de dimension exacte pour laisser passer une branche de mirabellier portant de jeunes bourgeons à bois. Cette boîte est posée verticalement sur un verre d'eau où la branche trempe par sa base.

Un paquet de quelques jeunes Chenilles à jeun est posé en *a*. Pendant toute la durée de l'expérience, qui a duré dix jours, la boîte soigneusement fermée a été placée dans une armoire fermée, elle-même à l'abri de tout rayon solaire, dans une chambre assez obscure. Elle n'était retirée et ouverte, pendant environ une minute, pour les observations, que deux fois par jour, matin et soir, à contre-jour.

28 mars, 18 heures. — Les Chenilles sont posées en *a*.

29 mars, 2 heures et 17 heures. — Situation inchangée.

30 mars, 9 heures. — Une Chenille a quitté le groupe et se trouve en *a'*. —— 17 heures. — Une en *a''*, deux en *c*.

31 mars, 9 heures. — Une en *a''* —— 18 h. 30. — Une en *a''*, une en *d*.

1er avril, 9 heures. — Une en *a''*, une en *d*, une en *e*. — — 17 heures. — Même situation, plus une en *f*, sur la paroi verticale de la boîte ; deux quittent *a*.

2 avril, 13 heures. — Quelques-unes en *a*, une en *b*, un paquet en *b*, *a* et *a'*. —— 17 h. 30. — Quatre mangent le bourgeon *k*, trois sur le bourgeon *m*, une sur le bourgeon *p*, une en *a'*, quelques'unes encore en *a*.

3 avril, 10 heures. — Même situation qu'hier soir. En plus, une en *d*, une en *r* sur le fond de la boîte. —— 17 heures. — Six en *k*, une en *s* sur le fond de la boîte.

Parmi celles qui sont en *k*, une a très fortement grandi (6 m/m). Les deux bourgeons *c* et *m* sont complètement mangés.

4 avril, 11 heures. — Deux Chenilles en *a*, une en *t*, une en *v*. Toutes les autres, moins trois qui sont dans le fond de la boîte, sont en *k*.

5 avril, 15 heures. — Même situation générale qu'hier soir.

6 avril, 13 heures. — Même situation générale qu'hier. En plus, une en *y*.

Cette expérience indique que, même en l'absence de tout stimulus lumineux, des Chenilles à jeun se rendent aux bourgeons pour les dévorer. Evidemment, elles se décident assez lentement, dans l'obscurité, à grimper le long des branches. Cette lenteur de mise en marche

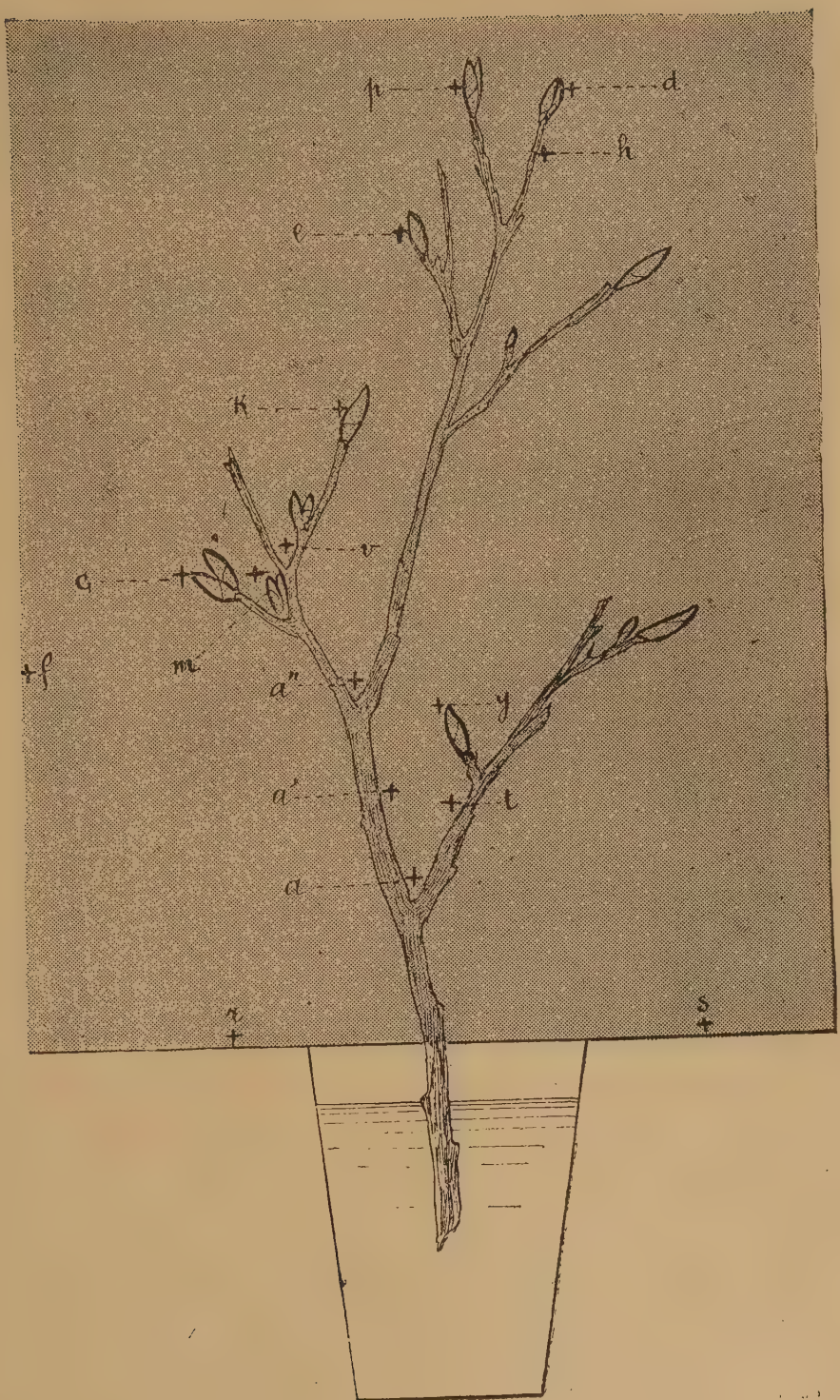


FIG. 16.

a, du moins, l'avantage de nous montrer que ce n'est pas la lumière qu'elles avaient précédemment reçue qui agit alors sur elles par induction. De plus, les Chenilles qui divaguent au fond de la boîte et sur ses parois infirment la supposition d'une action géotropique les attirant impérativement vers le haut des branches.

*Les Chenilles cherchent leur nourriture parce qu'elles ont faim*, il semble que cette observation de sens commun soit bien ici l'expression de la vérité scientifique.

Expérience 19 : *Dans des tubes, à l'obscurité complète* (fig. 17 et 18). — Un certain nombre de Chenilles à jeun et, comme témoin, une

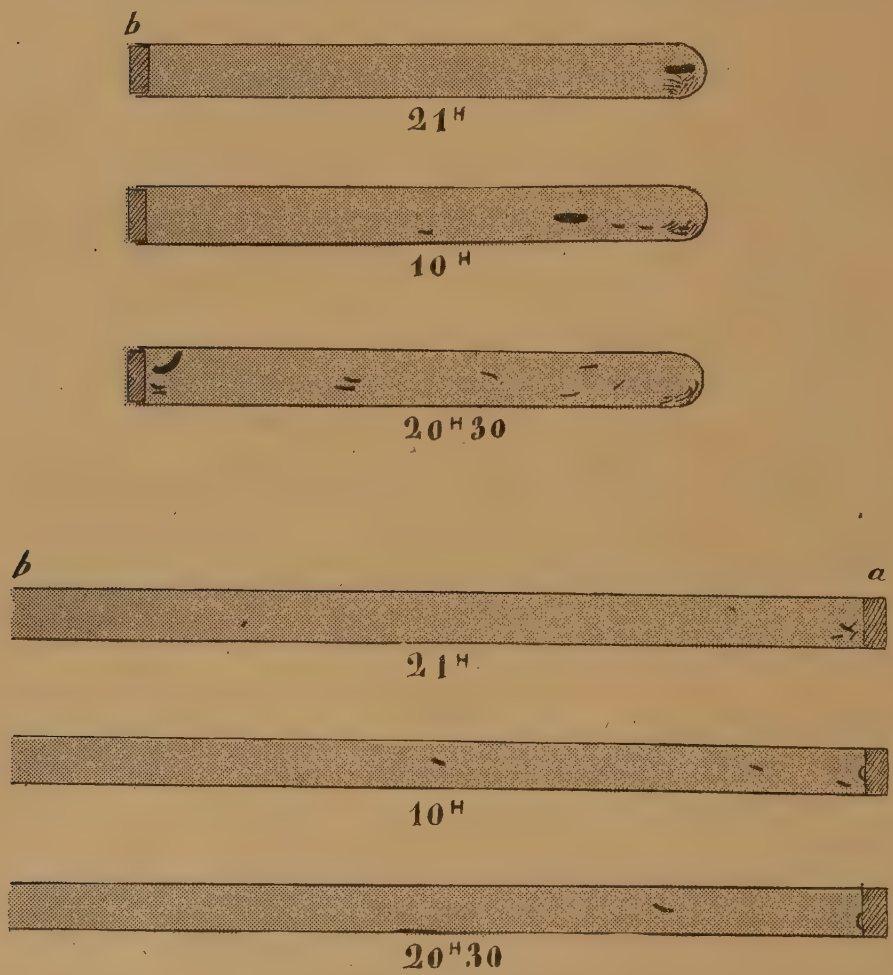


FIG. 17 ET 18.

Chenille nourrie (marquée dans la fig. 17 d'un trait plus épais) sont placées à l'extrémité *a* d'un tube à essai de treize centimètres fermé. Ce tube est alors enfermé à 21 heures dans un cabinet noir, en même temps qu'un autre tube de quarante-cinq centimètres fermé seulement en *a* (fig. 18) dans lequel, en *a*, ont été mises quatre Chenilles à jeun.

Les tubes ne sont plus examinés que le lendemain à 10 heures et à 20 h. 30 avec toutes les précautions nécessaires pour ne pas être touchés par la lumière.

Les deux figures nous font voir que les Chenilles à jeun aussi bien que la Chenille nourrie se sont mues sans stimulant lumineux, et, de *a* ont rampé vers *b*. Dans la fig. 18, deux sur quatre des sujets en expérience sont sortis du tube pour une destination inconnue.

Par ces expériences l'inutilité de l'action lumineuse sur le comportement des jeunes Chenilles de *Leucoma phaeorrhaea* nous paraît clairement démontrée.

Nous n'ajouterons à l'exposé de ces dix-neuf expériences de laboratoire que quelques observations sur des Chenilles à l'état absolument normal dans la nature.

## SUR DES BRANCHES

J'ai coupé, le 23 mars, des paquets de branches de mirabelliers formant des bouquets assez touffus qui puissent permettre l'examen de la marche des Chenilles. Ces bouquets, maintenus à l'humidité dans des vases, ont été renouvelés au fur et à mesure que besoin s'en faisait sentir, et constamment tenus à l'air libre, jour et nuit, de façon à se trouver dans des conditions naturelles. Des paquets de Chenilles à jeun, à peine sorties du nid, sont placés, vers 13 h. 40, en divers embranchements. Elles mesurent 3 m/m de long. Sur une des branches, elles se dirigent aussitôt dans l'ensemble, du point de pose à une ramification voisine longue d'environ 5 cm orientée vers le soleil et en pleine lumière, puis prennent presque aussitôt une ramification de celle-ci, très courte et terminée par un bourgeon sur lequel elles s'accumulent. Après essai infructueux pour y trouver place, un certain nombre d'entre elles, redescendent au prochain croisement et remontent le long de la ramification pour venir s'établir sur un autre bourgeon presqu'à son extrémité. Quelques-unes, au lieu de prendre la ramification, remontent le long de la branche principale, et s'arrêtent pour suivre d'autres ramifications supérieures perpendiculaires à la direction des rayons lumineux. Quelques-unes,

enfin, redescendent. Vers 15 heures, il y a une assez grande agitation : des Chenilles montent, d'autres descendent.

Le lendemain, je les trouve réunies en nappes inertes sur certaines branches ou autour de bourgeons. Vers 13 heures, sous le soleil, ces nappes s'émeuvent. Des éclaireuses en sortent en différentes directions. Plusieurs gagnent des bourgeons qu'elles commencent par examiner à la base, semblant hésiter, chercher un point de moindre résistance, redescendent un peu, remontent, jusqu'à ce que enfin, elles se décident à manger, le corps parfaitement immobile.

Vers 15 heures, il y a un va-et-vient de Chenilles : les unes montent, les autres descendent. A 16 heures, il ne reste plus trace d'aucun groupement : toutes les Chenilles sont en marche ou occupées à manger. Un bourgeon assez élevé situé à l'ombre est attaqué par 5 ou 6 d'entre elles.

Le lendemain, temps gris, il fait très frais et il vente. Les toiles sont, le matin, renforcées et étendues. L'ensemble des Chenilles se tient « sous la tente ». Quelques-unes seulement vont et viennent, montent et descendent. Presque tous les bourgeons des branches ont été attaqués, excepté les plus élevés. Les Chenilles mesurent actuellement 7-8 m/m de long.

Le jour suivant, même temps, même comportement.

Le jour d'après, le mauvais temps sans soleil continuant, je place un bouquet de branches dans une chambre à 17° C. Un certain nombre de Chenilles quittent la tente, et vont et viennent le long des branches. Il y a en particulier une très grande activité sur une forte branche tournée dans l'ombre du côté opposé à la fenêtre.

Le jour suivant, beau temps ensoleillé. Des Chenilles se promènent. Plusieurs bourgeons sont attaqués. Cependant, le gros de la troupe demeure sous une tente très voisine portant de magnifiques bourgeons.

Les jours suivants, pas d'observations différentes des précédentes. A remarquer seulement l'activité fébrile manifestée par les Chenilles, et par toutes, un court moment avant un orage.

## RÉSUMÉ DES CONCLUSIONS CONCERNANT LES JEUNES CHENILLES DE LEUCOMA PHAEORRHAEA

Dans un tube horizontal, ces Chenilles rampent vers la lumière ou vers plus de lumière, d'une façon rectiligne dans l'ensemble, mais sinueuse et souvent hésitante dans le détail.

Sorties du tube, sur une surface plane horizontale, elles divergent en éventail sans souci apparent de la direction des rayons

lumineux : elles semblent alors plutôt influencées dans le choix de leur direction par les lignes saillantes du substratum qu'elles suivent assez régulièrement.

Dans un tube vertical, elles montent d'une façon plus ou moins rectiligne et plus ou moins rapidement. Arrivées à l'extrémité ouverte supérieure, ou bien elles redescendent le long du tube ou, plus généralement, elles montent sur la surfaee contre laquelle ce tube est appuyé, et ceci, en divaguant dans tous les sens.

Sur une surface horizontale, elles décrivent des trajectoires compliquées déterminées sans doute par les aspérités du sol, sans aucun rapport avec la direction des rayons lumineux.

Si, dans un tube, elles rencontrent une partie assombrie, elles la traversent. Si elles rencontrent un champ absolument opaque, elles se refusent à y pénétrer.

Maintenues en tube absolument obscur, elles se décident après une assez longue hésitation, à l'explorer.

Placées sur des branches dans l'obscurité complète, après un temps assez long (deux jours dans l'expérience faite) elles montent aux bourgeons et les dévorent.

Dans la nature, sur des branches, elles montent d'abord de leurs nids vers la lumière. Si elles n'y trouvent pas de bourgeons, elles redescendent dans la lumière, et, en fin de compte, cherchent dans les parties sombres.

Dans un tube, des Chenilles aveugles se comportent comme des Chenilles normales.

En résumé, l'animal semble, par l'action de la mémoire de l'espèce qui vit sur des branches d'arbres et passe l'hiver dans des bourses placées aux intersections de ces branches, chercher, quand il est à jeun, le côté éclairé au-dessus de lui. Si ce côté ne « rend pas », après exploration, il redescend et cherche sans paraître s'inquiéter de la lumière.

On peut donc penser que c'est la loi de la faim, c'est-à-dire *de l'intérêt,* qui domine le comportement de ces Chenilles. Elles ont de l'*attrait* pour la lumière, mais la lumière n'exerce pas sur elles une *attraction* impérative. Elles ont une *tendance* à monter ; aucune *force mécanique* ne les y oblige. Il n'y a donc pas lieu d'employer à leur sujet les termes de Phototropisme et de Géotropisme, dans le sens lœbien. J'ajouterai que leurs « essais et erreurs » ne sont pas dûs à l'action de stimuli externes (au sens de Jennings), mais sont des gestes physiologiques d'êtres vivants, cherchant leur moyen d'existence jusqu'à ce qu'ils l'aient trouvé.

## EXPÉRIENCES SUR HELIX ARBUSTORUM LINNÉ

### MATÉRIEL

*Helix arbustorum Linné* est un petit escargot dont le corps est entièrement noir et la coquille d'un noir verdâtre. Il fréquente les endroits humides. Les exemplaires avec lesquels j'ai expérimenté provenaient du voisinage de l'Etang de Belle-Fontaine (Champigneulles, près Nancy).

Je me suis livré à leur sujet à un très grand nombre d'expériences. Je donne ici les expériences-types, divisées en cinq groupes :

1° En lumière diffuse ;

2° En lumière solaire ;

3° En lumière artificielle ;

4° Avec emploi d'écrans ;

5° Sur des sujets anormaux visuels.

## EXPÉRIENCES

### § I. — EN LUMIÈRE DIFFUSE

Expérience 1 (fig. 19). — Un *Helix* est placé sur une tablette de fenêtre. La fenêtre est exposée au Nord et donne sur une longue chambre étroite et obscure. Temps couvert. Le jour arrive dans le sens de la flèche. En *B*, l'extrémité de la tablette de la fenêtre que suit par conséquent un plan vertical sombre. Du côté *A*, une ombre mince due au rebord de la fenêtre.

L'animal est posé en *a*, quatre fois de suite successivement. Ses trajectoires sont numérotées dans leur ordre d'exécution. Des lignes pointillées indiquent ses arrêts avec tâtonnements, c'est-à-dire que l'Escargot, s'étant arrêté, explore l'espace en relevant la tête et en agitant ses tentacules dans diverses directions.

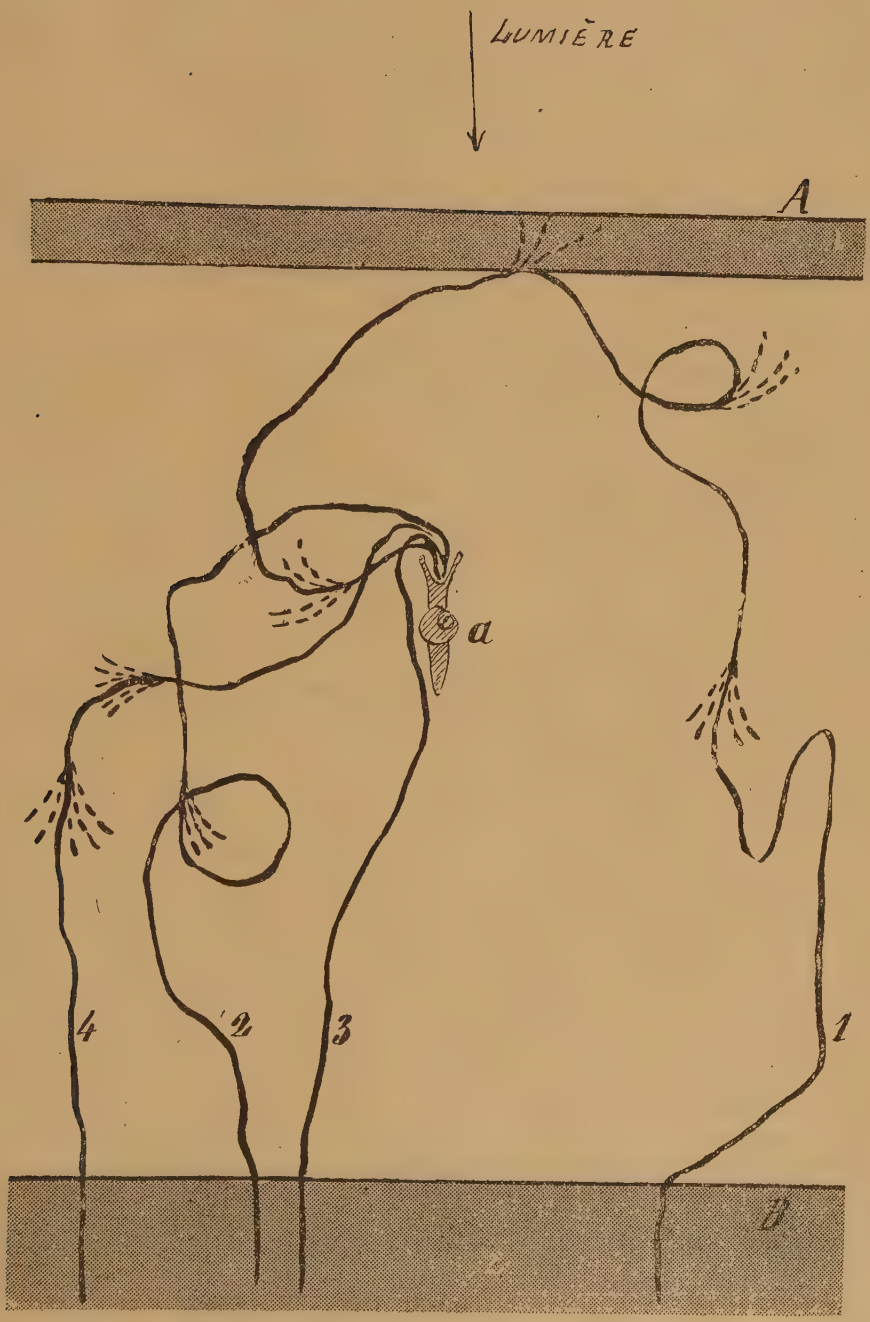


FIG. 19.

# FENÊTRE

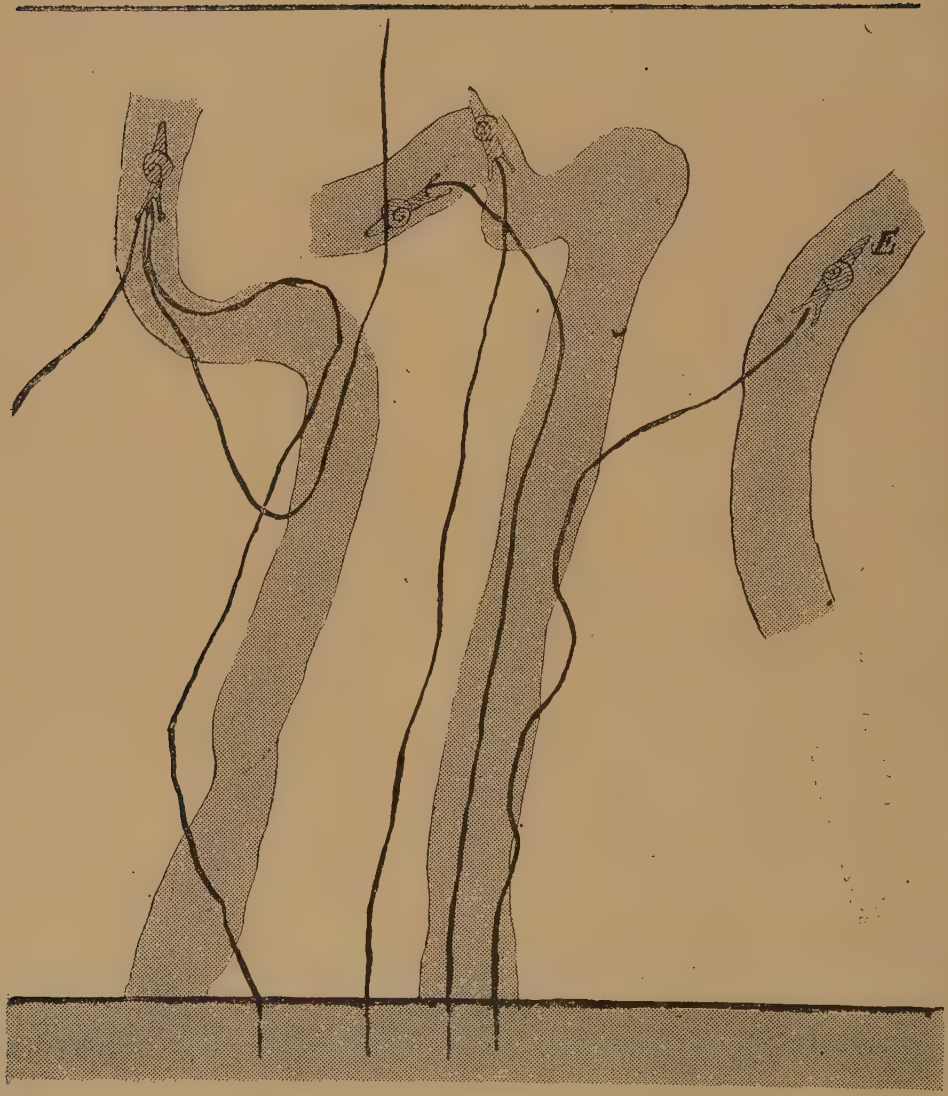


FIG. 20.

De cette expérience, il paraît résulter qu'*Helix* cherche assez nettement l'ombre, mais qu'il n'est pas attiré mécaniquement par elle.

Ces résultats sont confirmés par une centaine d'expériences identiques.

Expérience 2 (fig. 20). — L'expérience a été faite sur une plaque de marbre. Il était intéressant de savoir comment se comporterait *Helix* si, toutes conditions égales d'ailleurs, il y avait sur ce substratum des zones d'humidité.

Sur la même plaque de marbre, j'ai donc tracé au pinceau des bandes humides (en teinte grise sur la figure). Quatre *Helix* ont été placés ainsi qu'il est indiqué : l'un d'eux a été reporté trois fois à son point de départ.

Il semble d'après l'ensemble des trajectoires que l'humidité ait ici attiré les Escargots. Je ne crois pas cependant qu'on puisse tirer de cette figure des conclusions. De nombreuses expériences subséquentes m'ont, en effet, amené à penser que cet animal a surtout le souci (qu'on me passe cette expression anthropomorphique) de ne pas se dessécher. Or, en lumière diffuse sur une plaque de marbre où il n'évolue que quelques minutes, il n'est pas exposé à perdre beaucoup de son humidité personnelle. De plus, le fait de le poser sur une zone très humide le mouille assez pour qu'il puisse sans inconvénient s'en écarter.

Seul, l'Escargot que j'ai nommé *E* présente une trajectoire intéressante en ce qu'un partisan des Tropismes y trouverait de la sensibilité différentielle, car par deux fois, sortant par hasard de la bande humide descendante, il se hâte d'y rentrer. Mais qu'on remarque qu'en de nombreux autres points sur cette figure, d'autres Escargots sortent des bandes humides, ou, en étant sortis depuis un moment, y rentrent, sans hésitation.

Expérience 3 (fig. 21). — Plus intéressant encore était de connaître l'attitude que prendrait l'Escargot si on le mettait, ayant faim, en présence d'un aliment qui soit posé du côté de la lumière. Dans cette expérience, l'animal a été placé d'abord en *a*, huit fois de suite successivement. En *S*, du côté de la lumière était placé un morceau de feuille de salade à 10 centimètres du sujet, d'ailleurs maintenu préalablement sans nourriture pendant 24 heures.

Les résultats ont été les suivants : une première fois, il est allé directement vers l'ombre (trajectoire 1 sur sur la figure). Les sept fois suivantes, il est allé vers la feuille de salade, c'est-à-dire vers la lumière, ce qui rend douteuse l'existence de son Phototropisme négatif.

J'ai alors reporté l'animal à 10 centimètres plus à gauche, en *b*. Il n'a pas trouvé la feuille, bien que sa direction générale indique comme un effort pour se diriger de son côté. Quel que soit le sens par lequel il la trouve, visuel ou olfactif, on est obligé de reconnaître que ce sens est de faible portée.

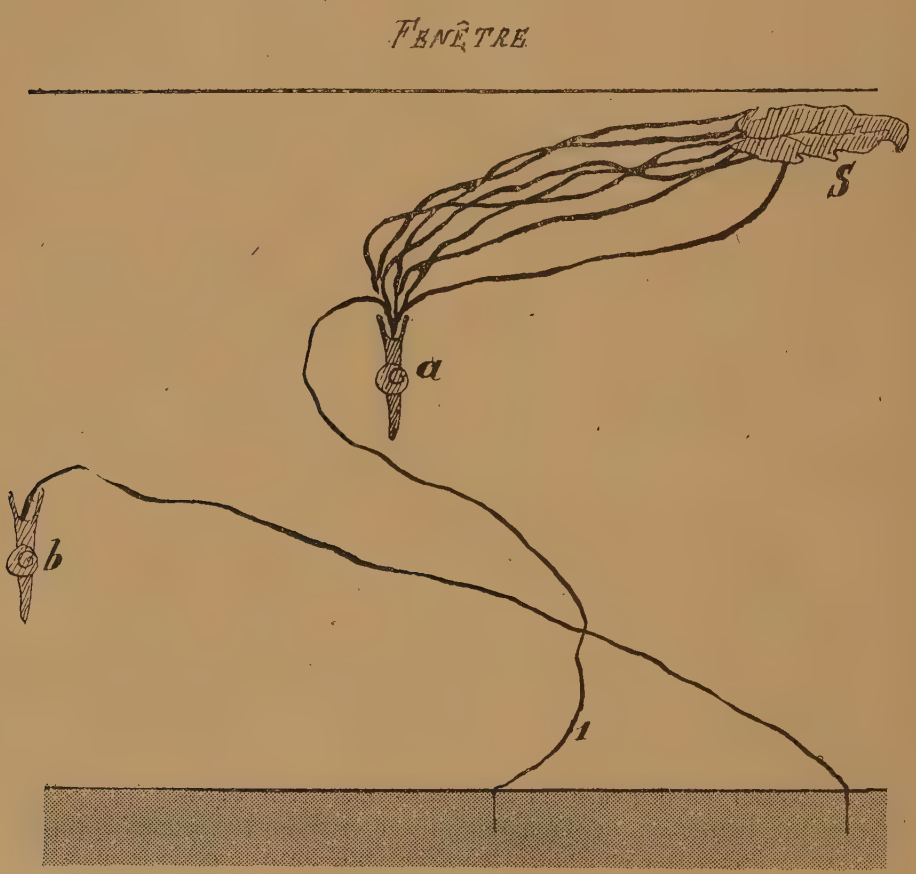


FIG. 21.

C'est bien la faim qui l'attirait vers la salade, car chaque fois que je le retirais lorsqu'il l'avait atteinte, je ramenais avec lui la feuille qu'il était en train de mordre.

Les deux expériences suivantes rendent les mêmes faits plus sensibles encore.

Expérience 4 (fig. 22). — Quatre escargots, affamés depuis 24 heures, sont placés, ainsi que l'indique la figure, autour d'une feuille de salade à une distance comprise entre 8 et 10 centimètres de cette feuille. *A* et *B* y sont reposés quatre fois de suite. Chaque fois,

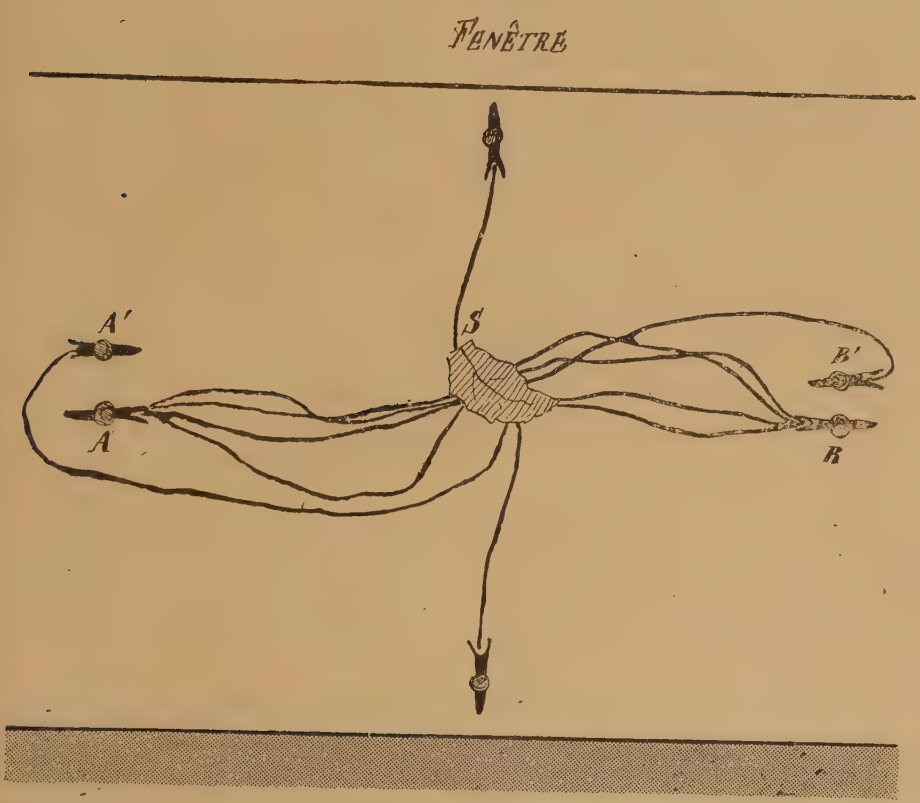


FIG. 22.

ils rampent vers la feuille. *A* et *B* ont alors été orientés au départ en sens inverse *(A'* et *B')*. Ils ont fait demi-tour pour se diriger vers la feuille. Il est assez visible qu'ils négligent absolument l'action du Phototropisme négatif.

Expérience 5 (fig. 23). — Ici, l'Escargot se trouve placé entre deux écrans, l'un Blanc *(B)* et l'autre, noir *(N)*. Ces écrans sont verticaux et séparés l'un de l'autre de 10 centimètres.

Une feuille de salade est d'abord posée en *S*, du côté de la

fenêtre au coin de l'écran blanc. Quatre fois de suite, l'Escargot se rend vers la feuille.

Cette feuille étant enlevée, il rampe selon la ligne pointillée.

FENÊTRE

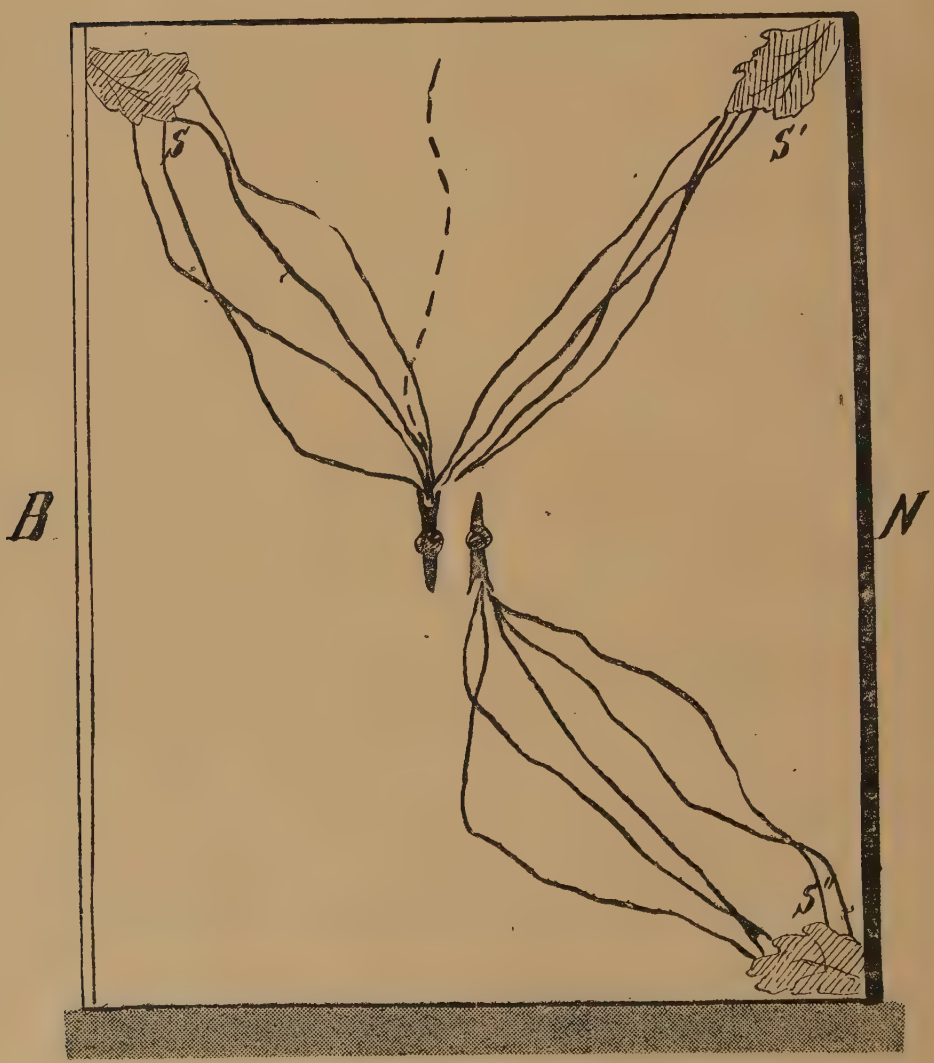


FIG 28.

La feuille étant posée en *S'*, il s'y rend quatre fois de suite.

La feuille étant placée en *S''*, il s'y rend cinq fois de suite. (A noter que pour cette dernière épreuve, il a été placé la tête vers l'intérieur de la chambre). Ni la lumière, venue de la fenêtre, ni les écrans n'ont agi sur lui.

La ligne pointillée indique assez visiblement qu'il se souvient du chemin qui conduit à la salade, puisqu'il n'hésite pas à sacrifier son « horreur de la lumière » pour la suivre.

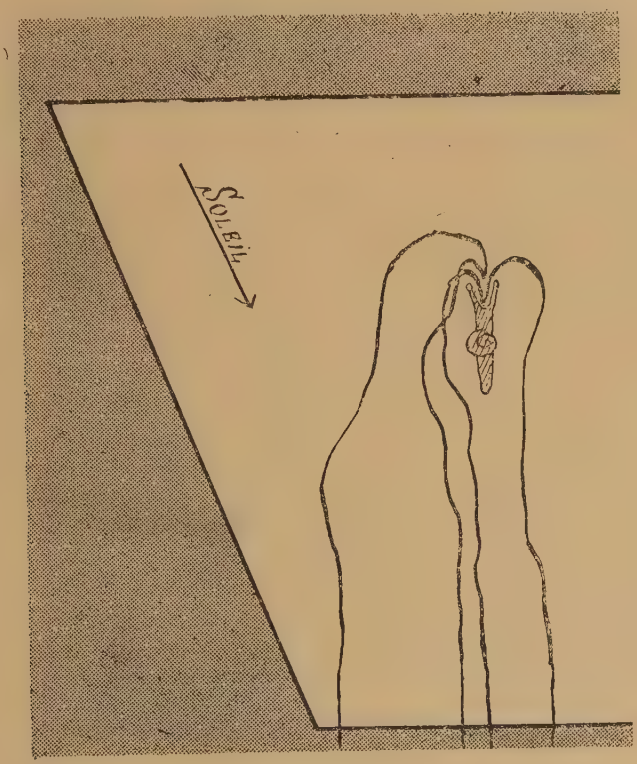


FIG. 24.

## § II. — EN LUMIÈRE SOLAIRE

EXPÉRIENCE 6 (fig. 24 et 25). — Sur la tablette d'une fenêtre, les *Helix* posés au soleil se comportent comme en lumière diffuse, de telle sorte qu'on a une idée très exacte de leurs trajectoires en

regardant par exemple la figure 19. Ceci, toutefois à condition que la chaleur solaire ne soit pas trop élevée. Par une ligne plus ou moins régulière, ils finissent en général, par se rendre à l'ombre.

Si au contraire, ils sont exposés à des moments où le soleil est très chaud, leur trajectoire est bien plus tendue (fig. 24). Des *Helix*, placés en expérience au soleil de midi, au mois de juin, m'ont donné la figure 25, d'où il semble résulter que c'est la chaleur qu'ils fuient

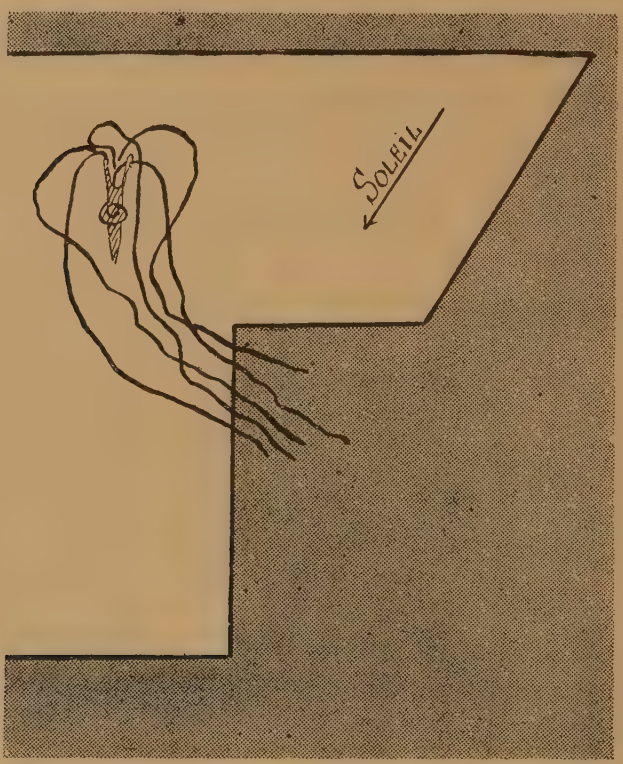


FIG. 25.

beaucoup plus que la lumière. J'ai d'ailleurs l'impression, justifiée, on le verra, par des expériences suivantes, que ce qu'ils redoutent dans la chaleur, c'est la déperdition d'humidité qu'elle leur occasionne. Leur marche dans ces figures est beaucoup plus rapide que lorsqu'ils se trouvent en semblables conditions dans la lumière diffuse. Si le marbre sur lequel ils sont placés devient très chaud et qu'il n'y ait pas de zone d'ombre à proximité, les Escargots accomplissent des mouvements circulaires à faible rayon, puis, en désespoir de cause,

réintègrent leur coquille et demeurent immobiles, le péristome exactement appliqué sur le substratum, de manière, semble-t-il, à éviter toute déshydratation.

Ces diverses expériences ont été répétées un grand nombre de fois et ont donné des résultats sensiblement identiques.

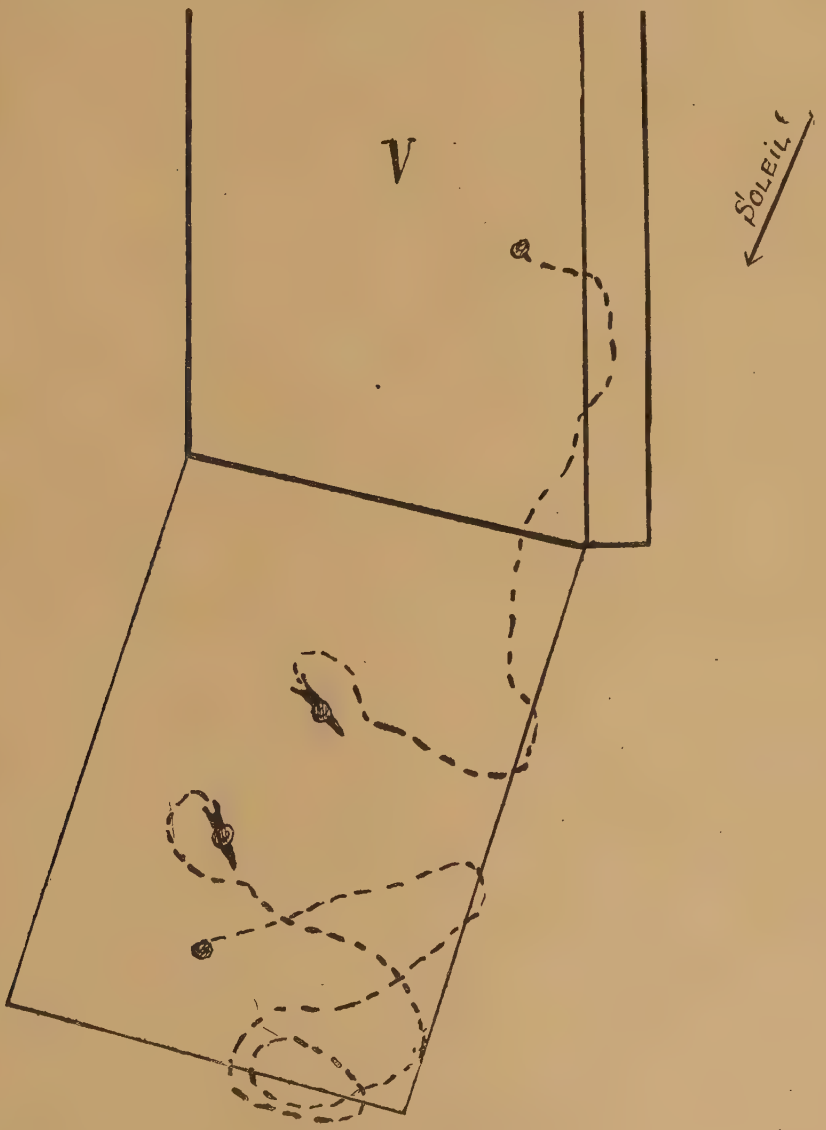


FIG. 26.

Expérience 7 (fig. 26). — Dans cette expérience, j'ai écarté le facteur chaleur et exposé les *Helix* au seul facteur lumière solaire.

Pour cela, je les ai exposés sur une plaque de marbre à la température de la chambre et n'ayant pas encore été touchée par le soleil, sur laquelle j'avais posé un grand vase parallélipipédique en verre contenant une solution saturée d'alun de K. L'appareil fut mis en place durant un certain temps avant l'expérience de façon que la plaque de marbre se chauffât, à l'exception de la zone de projection du vase sur laquelle n'arrivait que des rayons solaires décalorisés.

Deux Escargots ayant été posés au hasard au milieu de cette zone ont tracé les trajectoires indiquées montrant nettement qu'elle constituait pour eux une sorte de piège où ils erraient à l'aventure mais dont ils ne pouvaient sortir.

On ne trouve ici aucune trace de Phototropisme négatif. Quant au mouvement de fuite de la chaleur, il n'y a pas de raison de l'appeler Thermotropisme négatif, à moins de vouloir s'exprimer en grec, et de dire qu'un chat ou un homme échaudés montrent du Thermotropisme négatif.

Cette expérience renouvelée a toujours donné les mêmes résultats.

Expérience 8 (fig. 27). — Cette expérience, par la constance des résultats qu'elle a donnée chaque fois que je l'ai renouvelée, me paraît mettre en évidence le mobile du comportement d'*H. arbustorum*.

Le dispositif est le suivant. Je pose horizontalement devant une fenêtre, par temps de soleil chaud (ces expériences ont été faites au mois de juin), une large plaque de verre (50 × 50 cm) que j'ai préalablement recouverte d'une couche d'argile plastique bien nivelée. Je partage cette plaque en trois régions ; à l'aide d'un écran opaque, convenablement disposé, je forme à droite une région *E* sèche et sombre, l'argile y étant laissée privée d'eau, au moyen d'un vase parallélipipédique rempli d'une solution d'alun de K, une deuxième région *A* éclairée mais décalorisée où l'argile est mouillée à saturation, une troisième région *C* également mouillée est laissée sous l'action de la lumière et de la chaleur des rayons solaires. (Pour empêcher que l'eau ne passe de la région humide à la région chaude, j'ai préalablement tracé au canif une ligne de séparation entre les deux).

Deux escargots, souvent davantage, sont placés dans la région *A*, humide, éclairée, décalorisée. On voit que leurs trajectoires indiquent qu'ils y rampent en s'y maintenant constamment et viennent finir leur course après des méandres plus ou moins compliqués, du côté opposé à la source lumineuse.

De cette expérience, nous pouvons, croyons-nous, conclure :

*Helix arbustorum* n'apprécie pas la lumière : il est « accordé », dirait DAVENPORT avec une lumière faible. Toutefois, les méandres qu'il décrit, le manque de tension de ses trajectoires paraissent indiquer qu'il ne subit pas l'action mécanique, brutale et impérative d'un Tropisme.

*Helix arbustorum* redoute la chaleur.

*Helix arbustorum* redoute la sécheresse.

Par élimination on voit que ce qu'il apprécie, c'est l'humidité.

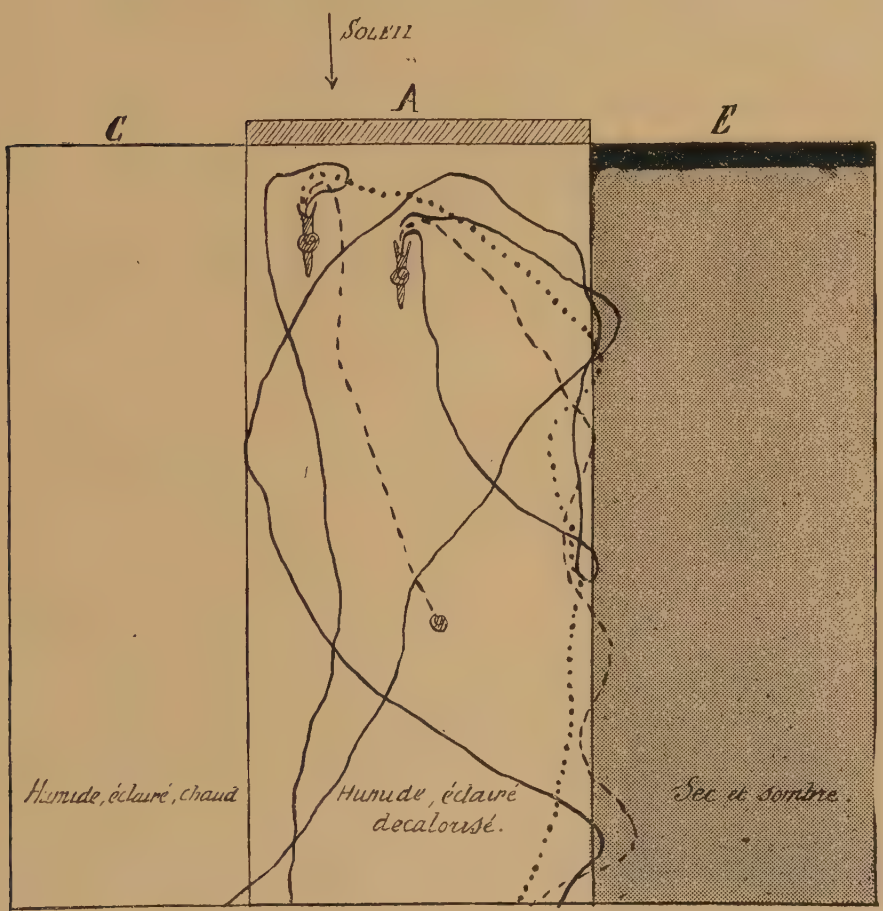


FIG. 27.

Quand il entre dans la zone sombre, il se hâte d'en sortir, mais assez souvent, il n'en sort pas par un mouvement de recul brusque,

une rotation sur lui-même qui caractérise l'effet de la « sensibilité différentielle ». Il se détourne au fur et à mesure qu'il se sent déshydraté par l'argile sèche qui happe son humidité.

De ces faits, il me semble qu'on puisse ainsi expliquer son comportement : l'espèce a besoin de demeurer très humide. Dans la nature, elle est habituée à trouver l'humidité dans les régions peu éclairées ; elle est donc entraînée à l'y chercher là. Ses directives sont :

sécheresse = chaleur = lumière

donc ombre = humidité

donc cherchons l'ombre pour demeurer humide.

Si dans l'expérience précédente, les *Helix,* bien qu'étant à l'humidité, rampent loin de la source lumineuse, c'est par action de

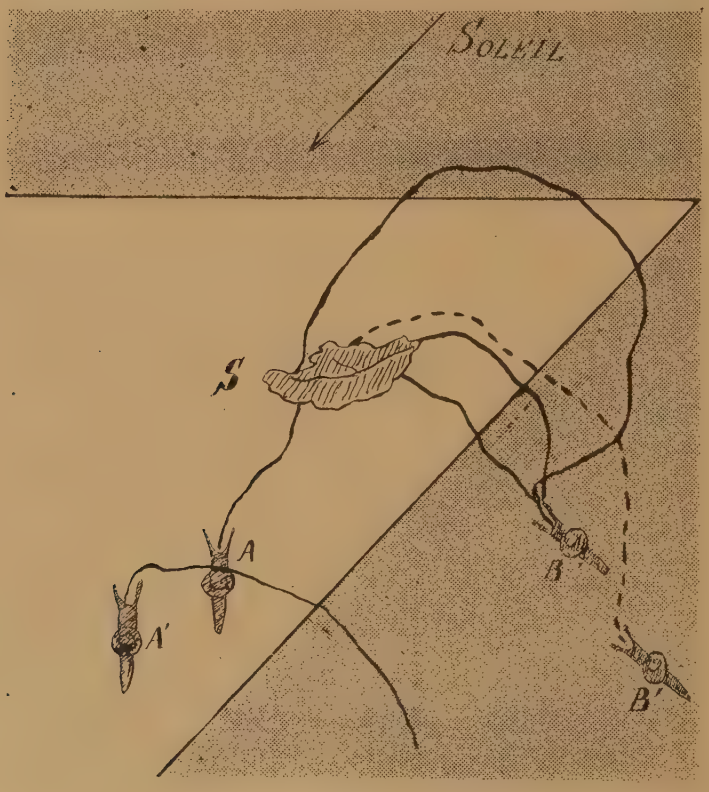


FIG. 28.

la mémoire associative. Anthropomorphiquement parlant, ils se conduisent comme s'ils connaissaient et appliquaient à la lumière décolorisée qu'ils reçoivent le *Timeo Danæos et dona ferentes.*

Et, en effet, on peut les habituer à la lumière, en maintenant des zones lumineuses humides. J'ai par exemple observé des *Helix arbustorum* dont j'exposais le cristallisoir où je les conservais avec de la salade très humide, longuement chaque soir sous une lampe électrique de cinquante bougies (à un 1/2 mètre). Ces animaux, au début, fuyaient la lumière. Ils en vinrent peu à peu à la dédaigner complètement. Après un mois d'expériences, ils mangeaient tranquillement leur salade en pleine lumière.

Autre preuve de la prédominance de l'humidité dans leur comportement. Un *Helix* aveuglé expérimentalement et placé en expérience sur la plaque indiquée à la figure 27, errait au hasard dans la zone *A*, mais sans chercher à s'écarter de la source lumineuse comme font les Escargots normaux.

Expérience 9 (figure 28). — Le rôle que joue la faim dans le comportement des Escargots est mis en évidence par cette expérience.

Une feuille de salade fraîche est placée au soleil dans la position indiquée sur la figure 28. Deux *Helix arbustorum* à jeun depuis 15 heures sont posés l'un *A* à la lumière et l'autre *B* dans l'ombre, à six centimètres de la feuille *S*. Les deux rampent vers la feuille au mépris du Phototropisme négatif. *A* est alors posé en *A'*, à huit centimètres. Il s'écarte vers l'ombre. *B* est posé en *B'*, à dix centimètres. Il va vers la salade. Il est clair que *A* a le sens de perception de la salade (œil ou odorat) moins aigu que *B*. Il est clair aussi que le Phototropisme n'agit guère sur eux.

## § III. — EN LUMIÈRE ARTIFICIELLE

Expérience 10 (fig. 29). — Cette expérience est faite à la lumière d'une lampe électrique de cinquante bougies placée à vingt centimètres à gauche et au-dessus de l'animal. Cette lampe porte un abat-jour. L'*Helix* a été reposé neuf fois de suite à son point de départ. Comme on le voit, ses trajectoires sont très variées. Il est incontestable d'ailleurs qu'il fuit la lumière, mais d'une façon assez indécise dans plusieurs cas.

D'autre part, on ne trouve aucune indication, dans cette figure, d'une constance d'angle d'écartement de la lumière, dans les trajectoires de l'animal, correspondant à ce que Buddenbrock nomme la *Lichtcompasreaction*.

Expérience 11 (fig. 30). — Dans cette expérience, une lampe électrique de trente-six bougies se trouve placée à quinze centimètres

du point de départ de l'animal, de façon que ses rayons rasent horizontalement la feuille de papier blanc sur lequel il a été posé. Cette feuille de papier légèrement humide a été préalablement partagée par des lignes au crayon en huit angles de 45° autour du point où l'animal doit être posé. A certains moments, une feuille de salade fraîche sera placée sur la bissectrice du quadrant de gauche, en *S*.

FIG. 29.

Le sujet est à jeun depuis vingt-quatre heures.

Il est d'abord placé trois fois de suite sans que la feuille de salade soit posée et trace les trajectoires indiquées par de petites croix à droite.

La feuille de salade est alors posée : l'animal trace les trajectoires indiquées par du trait plein qui l'y conduisent plus ou moins directement.

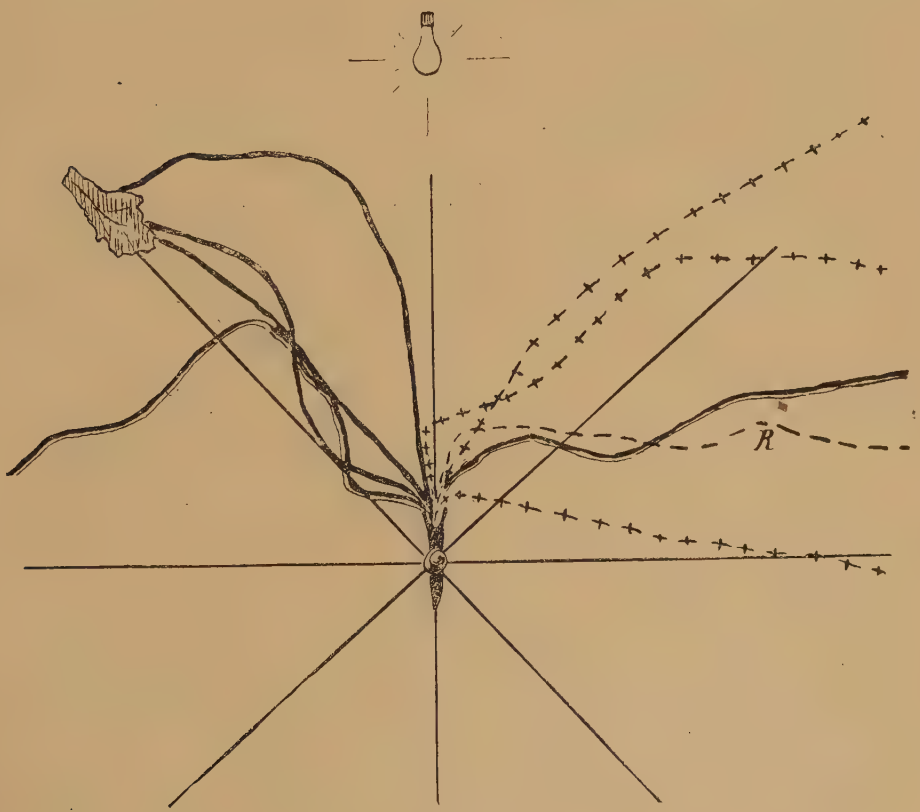


FIG. 30.

La feuille de salade, laissée en place, est recouverte par du papier rouge ; l'*Helix* tourne à droite, selon la ligne pointillée *R*.

La feuille de salade est découverte à nouveau : l'*Helix* ne la retrouve pas ; il tourne une fois à droite et une fois à gauche, selon les lignes marquées par un trait double.

Ici encore nous percevons une tendance à s'écarter de la lumière, sacrifiée quand l'aliment est perçu dans le voisinage, subie à nouveau quand il ne l'est plus, et nous ne percevons pas la réaction de *compas de lumière*.

La même expérience reprise un assez grand nombre de fois, sans feuille de salade et avec des animaux nourris, a donné des résultats analogues : les Escargots en sont toujours écartés de la source lumineuse, tantôt par la droite, tantôt par la gauche avec des trajectoires très variées.

## § IV. — EXPÉRIENCES AVEC ÉCRANS

Ces expériences avec écrans, imaginées, je crois, par Bohn sur des *Littorines* (**31**) pratiquées ensuite par Buddenbrock (**53**) sur des *Escargots*, ont pour but de rechercher l'effet tropique produit sur des animaux par les surfaces claires et sombres qu'ils rencontrent.

En ce qui concerne *Helix arbustorum*, qui fuit la lumière, il est clair qu'une surface sombre doit l'attirer et une surface claire le repousser, si le comportement de l'animal est dépendant d'une cause mécanique impérative. Buddenbrock dit avoir de son côté, l'impression qu'*Helix arbustorum* choisit les objets sombres comme points d'orientation (**53** p. 329) lui servant à maintenir la constance de l'angle formé par les rayons de la source lumineuse et sa direction de mouvement.

Expérience 12 (fig. 31). — Sur la tablette horizontale d'une fenêtre, deux écrans de carton, l'un noir (*N*) et l'autre blanc (*B*) sont placés verticalement dans le sens des rayons lumineux à 10 centimètres l'un de l'autre. La lumière est diffuse. Entre ces deux écrans sont posés 3 *H. arbustorum*, 2 la tête orientée vers la lumière, le 3$^{me}$, en sens inverse.

Le premier (en haut de la figure) fait d'abord demi-tour, puis se porte vers l'écran blanc, puis tourne brusquement vers l'écran noir qu'il touche, revient directement vers l'écran blanc qu'il longe un moment et sur lequel il grimpe (en *x*) à une hauteur de 2 centimètres, redescend, repart vers l'écran noir, y grimpe de 2 centimètres encore, (en *z*) redescend et vient prendre entre les deux écrans la position de repos : il rentre dans sa coquille et s'immobilise.

En somme il se conduit comme une balle renvoyée d'un écran à l'autre qui retombe entre les deux.

FENÊTRE

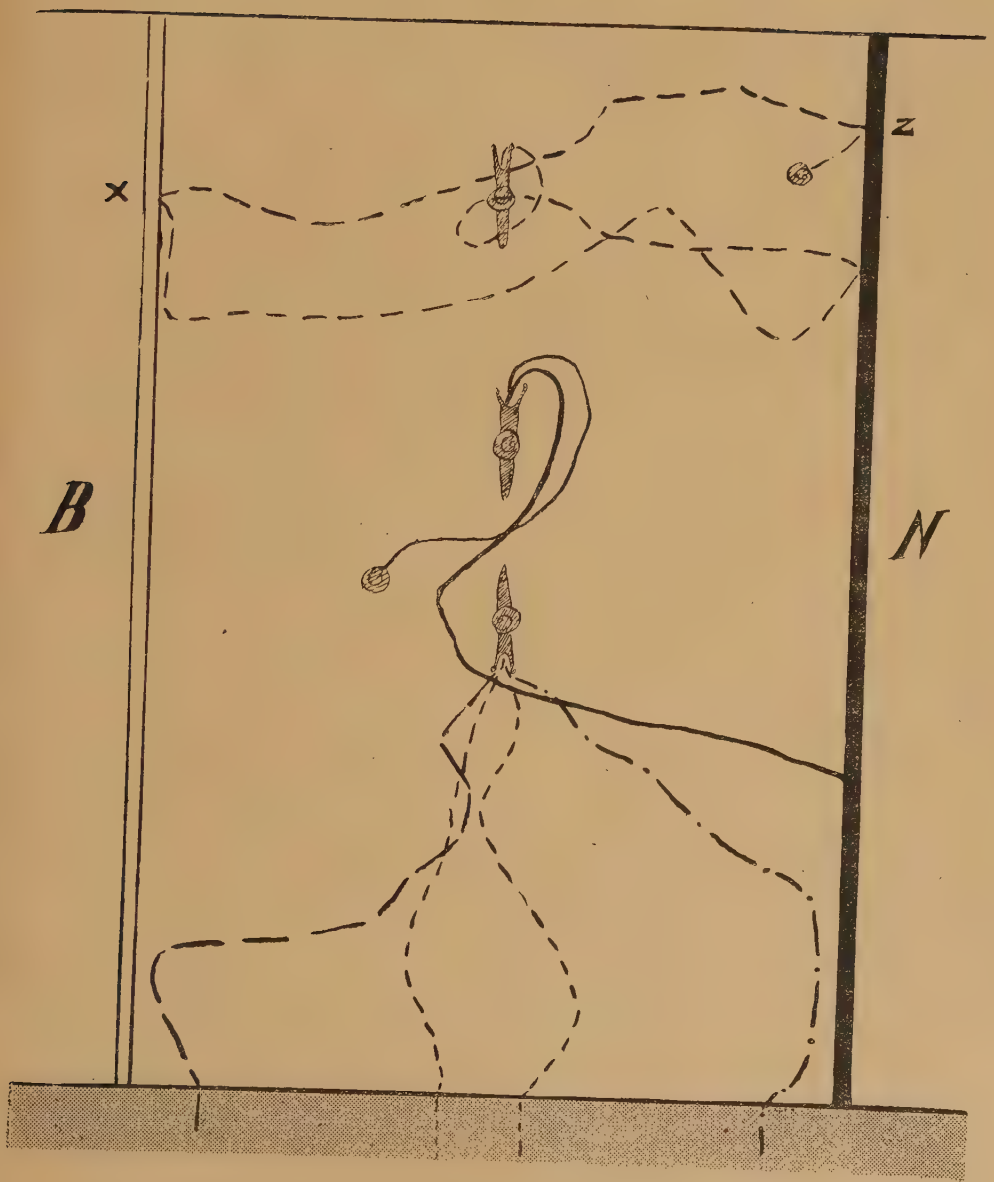


FIG. 31.

Je ne vois ici, ni Tropisme, ni angle de compas lumineux.

Etant donné l'animal, le Tropisme, s'il existait, l'attirerait vers l'écran noir, sans plus, et directement. En particulier, il lui est contradictoire que cet *Helix* se dirige d'abord vers l'écran lumineux et qu'ayant touché l'écran noir, il le quitte pour se rendre à l'écran blanc.

Quant à la réaction de compas lumineux, elle n'existe pas, car si l'écran noir lui sert de point de direction, puisque cet écran n'est pas changé de place, l'animal n'a pas de raison de modifier sa trajectoire de 180°.

Voici l'interprétation de ses mouvements que je propose : Cet *Helix* recherche l'ombre pour les raisons que j'ai dites plus haut. Placé en lumière, il la recherche d'abord au hasard et se rapprochant de de l'écran blanc lumineux, a brusquement l'impression qu'il fait fausse route, ce pourquoi il se hâte de faire demi-tour. Sa nouvelle direction le conduit vers l'écran noir qui, à distance, peut lui donner l'impression de l'ombre. Mais en réalité, cet écran, bien que noir, est en lumière, ce dont l'animal se rend compte au contact. Il s'en écarte donc par un demi-tour qui le ramène à l'écran blanc qu'il longe et sur lequel il grimpe à la recherche de l'ombre. Ne trouvant pas celle-ci, il fait un nouveau demi-tour qui le ramène vers la fausse ombre qu'il explore, après quoi, désespérant sans doute de trouver l'ombre qu'il cherche, il s'immobilise sous sa coquille, ce qui est une façon, quoique précaire, de la trouver.

L'*Helix* placé au-dessous du précédent, pratique pour les mêmes raisons, bien que plus rapidement, le même comportement. Il n'a pas trouvé l'ombre du côté de l'écran noir, il la cherche du côté de l'écran blanc et ne la trouvant pas, se retire sous sa tente.

Quant au troisième Escargot, il ne subit pas les mirages des écrans et va directement vers l'ombre réelle, montrant bien que l'effet produit par ces écrans n'a rien d'obligatoire.

Expérience 13 (fig. 32). — Deux écrans verticaux, l'un blanc (*B*) et l'autre noir (*N*) sont placés sur la tablette d'une fenêtre par jour sans soleil de façon que la bissectrice de leur angle dièdre soit dans la direction de la lumière.

Un *Helix arbustorum* est posé sept fois de suite au même point entre ces deux écrans. La multiplicité de ses trajectoires, le fait qu'il se dirige aussi bien vers l'un que vers l'autre écran écarte l'idée d'une prédominance d'attraction de l'un ou l'autre. Même deux fois, il se rend franchement vers la lumière, ce qui montre que si le Phototropisme négatif agit sur lui, il agit en tous cas d'une manière bien inconstante. J'estime que si l'animal se montre bien plus indécis dans

FIG. 32.

sa marche derrière ces écrans et en-dehors d'eux qu'il ne se le montrerait s'il n'y en avait pas, c'est parce que le jeu de ces surfaces diversement éclairées modifie ses habitudes et rend indéterminée pour lui la direction probable par quoi il puisse trouver l'ombre franche qu'il cherche.

Expérience 14 (fig. 33). — Sur la tablette horizontale d'une fenêtre non éclairée par le soleil sont placés à environ 15 centimètres l'un de l'autre, deux objets noirs, un tube vertical (*B*) et une boîte (*C*).

Trois *Helix arbustorum* sont posés face à la fenêtre, parallèlement les uns aux autres, en avant de ces deux objets. L'Escargot du milieu se comporte comme s'il n'y avait pas d'objets sombres : deux fois de suite, plus ou moins directement, il rampe à l'opposé de la lumière. Celui de droite et celui de gauche subissent, en apparence, une fois sur deux, l'influence de ces objets. Peut-être celui de gauche est-il attiré vers le cylindre par confusion entre le noir et l'ombre, à moins, ce qui est possible, qu'il ne le rencontre que par hasard ; arrivé au

voisinage immédiat, la confusion disparaît et l'animal s'écarte de *R*. De même l'Escargot de droite s'écarte de *C* après une courte exploration.

Il y a ici des erreurs suivies d'essais heureux. Ces mots d'essai et erreur ne doivent pas faire penser d'ailleurs que la Théorie jenningsienne s'applique. Ce n'est pas la « force Phototropisme négatif » que cherchent les *Helix*. Cette force agirait suivant le sens de la flèche. Or, en possession de cette direction, les sujets considérés ici n'hésitent pas à s'en écarter pour se rendre vers un objet qui leur paraît de l'ombre, ce qui semble indiquer qu'ils poursuivent personnellement un but et ne sont pas esclaves du moyen qui les y conduit. Ils agissent, en somme, comme s'ils cherchaient l'ombre où qu'elle soit.

Expérience 15 (fig. 34). — Les deux écrans verticaux, perpendiculaires l'un sur l'autre sont disposés sur une surface horizontale de façon à recevoir le soleil dans le sens indiqué par la flèche, c'est-à-dire perpendiculairement à l'écran blanc (*B*). L'*H. arbustorum* est posé face à l'ouverture de l'angle sur la bissectrice de cet angle.

L'expérience a été faite une après-midi de juin, par conséquent par soleil très chaud. L'animal a été reposé cinq fois de suite au même point.

Le sujet cherche à fuir la chaleur et accomplit plusieurs fois des mouvements de manège. Buddenbrock les attribuerait sans doute à l'effet de la « Lichtcompasreaction ». Si ce facteur jouait réellement ici, l'*Helix* ne cesserait pas de tourner sur place. Or, nous voyons qu'au contraire il ne tarde pas à ramper deux fois vers l'ombre, une autre fois vers l'écran noir (*N*) où il grimpe (en *x*). Deux autres fois encore, il se rend directement vers *N* où il grimpe (en *y* et *z*). Que trois fois sur six, il aille à l'écran noir ne prouve pas qu'il soit soumis à du Phototropisme négatif, puisque trois autres fois, il prend une direction opposée.

J'interprète ses attitudes dans cette figure comme il suit :

L'Escargot cherche à s'écarter de la lumière solaire chaude qui tend à l'assécher. Sur terrain plat, sans obstacles, il prendrait une direction qui l'écarterait de la source de lumière. Mais les écrans constituent pour lui des faits nouveaux qui troublent ses habitudes (par exemple en fuyant la source solaire de lumière, il trouve la réflexion de lumière produite par l'écran blanc). Il cherche l'ombre : en tournant sur lui-même, il évite la réflexion de l'écran *B*, mais se retrouve en face du soleil. Il continue donc son mouvement de manège qui le place en face de l'écran *N*, lequel, ne l'oublions pas, est lumineux quoique noir. Le mouvement de manège s'achève donc et se recommence jusqu'à ce qu'enfin l'animal prenne la ligne moyenne

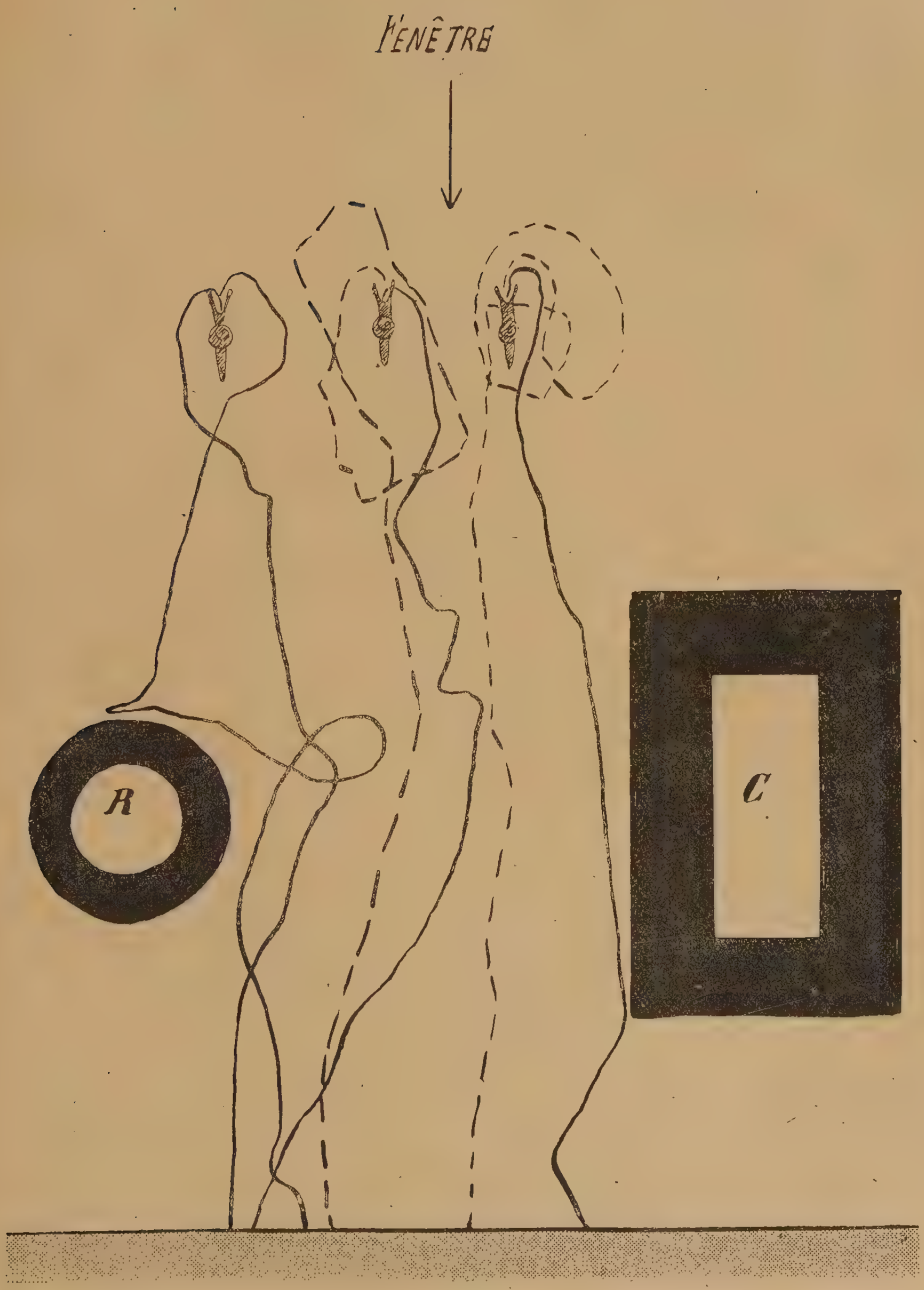


FIG. 33.

entre les deux sources de lumière, soleil et écran blanc. Après une nouvelle hésitation, il marche enfin vers l'ombre réelle.

Si, dans la trajectoire qui aboutit à *x*, il va vers l'écran noir, c'est sans doute parce que son mouvemeut de manège l'en a rapproché

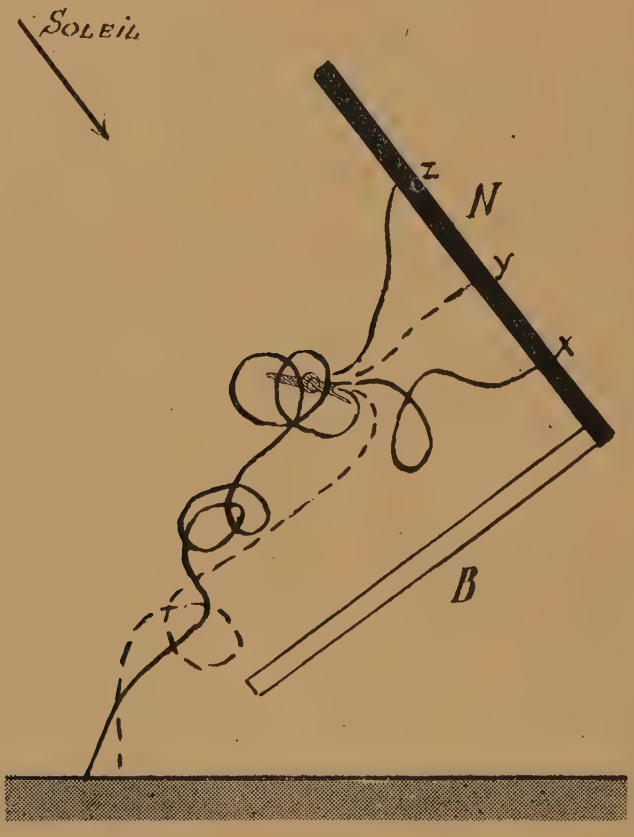


FIG. 34.

et qu'il perçoit moins de lumière de ce côté que de tout autre. Si chaque fois qu'il rencontre l'écran noir, il y grimpe, c'est parce qu'il se trouve sur une surface moins réfléchissante des rayons solaires que le voisinage. J'ai d'ailleurs observé que parvenu à une certaine hauteur sur l'écran noir, l'animal a, chaque fois, pris sa position de recroquevillement, de moindre déshydratation.

## § V. — SUR DES SUJETS ANORMAUX VISUELS

Expérience 16 (fig. 35). — Deux *H. arbustorum* borgnes sont placés sur une surface plane dans une tache de soleil qui se trouve au milieu d'une zone d'ombre, cette tache comportant un angle comme le montre la figure. L'un (*D*) a été éborgné à droite, l'autre (*G*) a été éborgné à gauche.

Buddenbrock (**53**, p. 331, fig. J) estime que l'animal éborgné subit deux poussées : l'une par l'effet de la Tonusfonction qui le porte à tourner du côté blessé, par inhibition des muscles opposés à

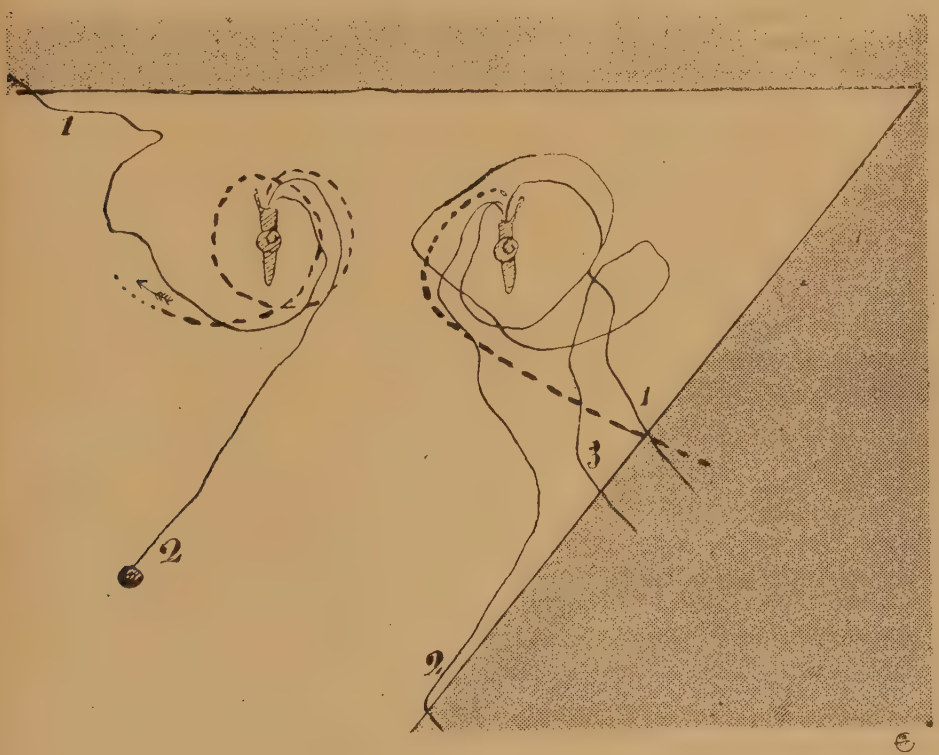


FIG. 35.

l'œil blessé; l'autre qui, par l'effet du Phototropisme négatif le porte à tourner vers l'ombre du côté de son œil sain. D'où il suit que selon la direction de la lumière qui l'éclaire, ces deux forces peuvent agir

sur lui dans le même sens ou en sens contraire. Dans ces conditions, étant donné un animal borgne en place, il est possible de tracer le chemin probable qu'il doit parcourir.

Dans les conditions de l'expérience présente :

1° *G* doit tourner à gauche, car la Tonusfonction et le Phototropisme négatif l'y poussent simultanément. Quand il aura accompli une rotation de 180° sur soi-même, la Tonusfonction l'incitera à continuer le tour complet, le Phototropisme à ne pas le faire, Il devra donc prendre la diagonale du parallélogramme de ces deux forces, c'est-à-dire aller sensiblement droit devant soi. (Nous avons indiqué en pointillé sur la figure ce chemin théorique.)

Or, en réalité, *G* accomplit sa première trajectoire (tr. 1) en tournant *vers la droite*, c'est-à-dire au mépris des deux forces qui le poussent à gauche.

Dans sa deuxième trajectoire (tr. 2), au lieu de suivre la ligne théorique, il s'en écarte comme si la Tonusfonction cessait brusquement d'agir pour laisser place au seul Phototropisme négatif et reprendre un peu plus tard sans aucune raison plausible.

Dans sa troisième trajectoire (tr. 3) au lieu d'un demi-tour sur soi, il fait un tour et demi, puis une nouvelle boucle, inexplicable par le jeu des deux forces précitées;

2° *D* est sollicité vers la gauche par le Phototropisme négatif, vers la droite par la Tonusfonction. Théoriquement, il devrait rester en place ou, si l'une de ces deux forces prédomine sur l'autre, accomplir des mouvements de manège perpétuels.

En fait, deux fois de suite, il ne fait qu'un demi-tour, puis la Tonusfonction cesse d'agir et le seul Phototropisme négatif le meut, la première fois, et la seconde un peu plus tôt, mais pour l'amener rapidement à un état d'immobilité par recroquevillement.

L'on voit par ces intermittences d'action que les mots de Tonusfonction et de Phototropisme semblent avoir été imaginés pour expliquer par du pur mécanisme, ce qui en réalité n'en est pas. Admettez qu'au lieu d'être l'esclave de ses mouvements l'*Helix* en soit le maître, ses hésitations de marche, ses tours sur lui-même avant de trouver la direction de l'ombre qui lui est nécessaire s'expliquent très facilement du fait qu'il est anormal au point de vue visuel et que c'est vraisemblablement la vue qui lui permet de trouver la zone ombrée. Evidemment, la vue n'est pas le seul facteur qui joue dans sa prise de direction, car sa vue, très faible, ne lui permet sans doute pas de percevoir l'ombre à ce que nous appelons une courte distance; en plus agit sur lui l'habitude par quoi pour trouver l'ombre il s'écarte de la source lumineuse. Rien d'extraordinaire que ne se trouvant plus

dans son état normal son comportement soit légérement incohérent d'abord, puisque aussi bien son sens de la vue contrôle ses habitudes et ici ce sens est troublé.

Expérience 17 (fig. 36). — Deux écrans verticaux perpendiculaires l'un sur l'autre, l'un blanc (*B*), l'autre noir (*N*) sont placés sur une table de façon que la lumière diffuse frappe le sommet de leur angle.

Dans l'intérieur de l'angle dièdre qu'ils forment, deux *H. arbustorum* borgnes, l'un à droite (*D*), l'autre à gauche (*G*) sont placés la

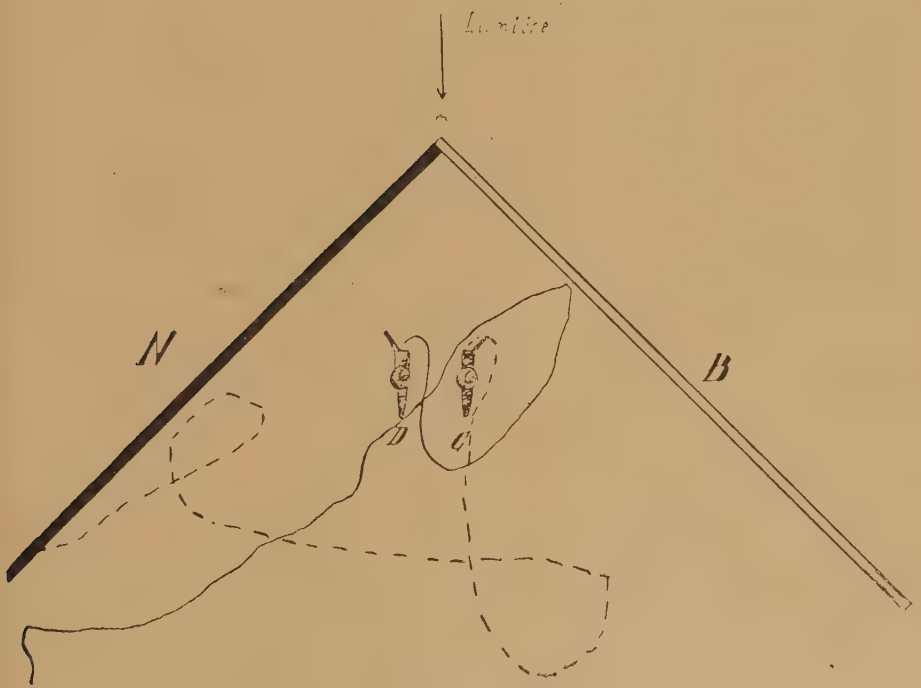


FIG. 36.

tête vers l'intérieur de l'angle. *G*, par l'effet superposé de la Tonusfonction et du Phototropisme négatif, devrait tourner à gauche et il tourne à droite. *D* devrait faire un mouvement de manège dans le sens des aiguilles d'une montre, et il fait entre autres choses un mouvement de manège, mais en sens inverse des aiguilles d'une montre.

Expérience 18 (fig. 37). — Il nous reste à examiter le comportement d'un Escargot aveugle.

La figure 37 nous montre trois trajectoires (en lignes minces) exécutées par un *H. arbustorum* sur une surface horizontale par lumière diffuse, et, en trait épais, une trajectoire accomplie par l'animal sous un rayon de soleil survenu.

Dans les deux cas se manifeste une recherche de l'ombre très hésitante vraisemblablement par suite de la cécité. En lumière solaire tout au moins, il est probable que l'Escargot aveugle n'a pas d'autre

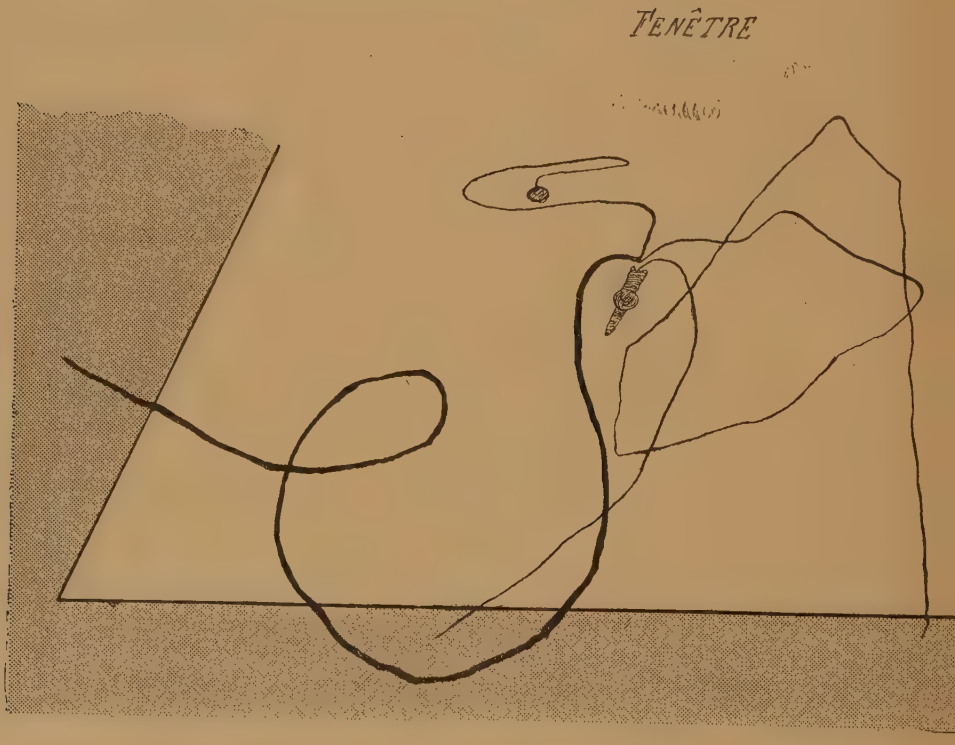


FIG. 37.

facteur directif que ce que Yung eût appelé le « sens de l'humidité » : sur une assez large surface sans points humides, il doit y avoir chez l'*Helix* aveugle des hésitations qui se traduisent par des enchevêtrements des trajectoires. Sous un rayon de soleil, la chaleur peut servir de moyen de repère permettant à l'animal de s'écarter de la source lumineuse. On voit par ses mouvements ici que l'œil paraît avoir une

FIG. 38.

valeur de contrôle, tout au moins dans la marche, puisque, dépourvu de ses yeux, l'animal, entré dans l'ombre, en sort par erreur, ce dont il ne se rend compte qu'en se retrouvant face à la chaleur des rayons lumineux.

Expérience 19 (fig. 38). — On a essayé dans cette expérience de se rendre compte si un Escargot à jeun pouvait percevoir un aliment à sa portée.

Un *H. arbustorum* aveugle (*A*) placé juste en face d'une feuille de salade fraîche à environ 5 centimètres, après un jeûne de quarante heures, l'a gagnée directement. Par hasard, semble-t-il, car dans les mêmes conditions un autre *Helix* (*A'*) a fait un long circuit avant d'atteindre l'aliment et visiblement ne l'a atteint que par hasard. En effet, le premier, placé légèrement à gauche de sa première position, en *B*, est passé deux fois de suite à peu de centimètres de la salade sans la soupçonner. En une autre expérience, nous avons vu un de ces Escargots aveugle et affamé passer à moins de 1 centimètre d'un aliment sans l'aborder.

## RÉSUMÉ DES CONCLUSIONS CONCERNANT HELIX ARBUSTORUM

*Helix arbustorum* recherche avant tout l'humidité dans le but, pourrait-on dire, d'éviter de se déshydrater : il redoute par dessus tout la sécheresse du sol.

Dans la nature, surtout par le soleil, l'humidité se trouve à l'ombre, d'où *Helix arbustorum* recherche l'ombre.

Placé en lumière solaire, il fuit rapidement la source lumineuse : sa trajectoire est d'autant plus tendue et ses mouvements sont d'autant plus rapides que la chaleur est plus forte.

Si la chaleur est très forte, au point de rendre le sol brûlant, après des mouvements de manège sur place, il rentre dans sa coquille, le péristome collé contre le substratum, de façon, semble-t-il, à éviter de perdre son humidité.

En lumière diffuse, ses mouvements l'éloignent en général de la source lumineuse, mais d'une façon lente, irrégulière et très variée.

Il ne semble pas qu'il entre du Phototropisme négatif dans les causes de son comportement. Nulle part, en effet, nous ne trouvons une trajectoire qui paraisse lui être imposée par la lumière.

D'ailleurs, affamé, il se dirige, en lumière diffuse vers la source lumineuse, ou même, en lumière solaire, passe de l'ombre au soleil pour atteindre l'aliment qu'il a perçu. Il a une très faible portée de perception de ses aliments.

*Helix arbustorum* fuit la lumière artificielle quand il n'y est pas habitué, mais si cette lumière est froide, au bout d'un certain temps, il n'en tient plus compte.

L'éborgné se comporte comme le voyant, à cette différence près qu'il a plus d'hésitation dans sa marche. L'aveugle fait de même, avec seulement beaucoup plus d'hésitations encore.

Les écrans noirs produisent sur *Helix arbustorum* des erreurs de direction par leur ressemblance, semble-t-il, avec des zones d'ombre.

Dans la nature, cet Hocargot s'élève d'ordinaire pour prendre sa position de repos, sans doute pour éviter les inconvénients d'une inondation brusque, car, dans un cristallioir fermé dans le fond duquel se trouve de l'eau, il se comporte de même.

Nous n'avons pu vérifier sur *Helix arbustorum* ni la Tonusfonction ni la Lichtcompasreaction.

# CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons articulé, après l'exposé de chacun des groupes d'expériences réalisées sur ces animaux, nos conclusions concernant les jeunes Chenilles de *Leucoma phæorrhæa* et *Helix arbustorum*. Nous n'avons donc pas à y revenir ici. Mais il nous semble qu'on peut formuler des conclusions plus générales.

Nos expériences personnelles, ajoutées aux très nombreuses expériences rappelées dans l'historique qui précède, nous paraissent infirmer la Théorie des Tropismes. Cette Théorie — nous l'avons noté déjà — était d'une simplicité séduisante. Elle exprimait en langage clair une loi reposante pour l'esprit par sa portée absolument générale, puisqu'elle s'appliquait non seulement à tous les actes de tous les animaux, mais aussi aux mouvements des plantes. Vu d'un peu haut, le comportement de l'être vivant paraissait, par elle, s'expliquer complètement. J. Lœb qui la formula y acquit une réputation universelle dont, par choc en retour, elle profita. J. Lœb est incontestablement un très grand esprit scientifique. Cet illustre maître mérite la reconnaissance de tous les Biologistes pour avoir contribué largement à orienter tant de fécondes recherches vers le Comportement animal et pour avoir tenté d'en établir la formule. Il nous paraît pourtant indiscutable que lorsqu'on abandonne les vues très générales sur le comportement animal, et que, pas à pas, l'on suit minutieusement les animaux dans le déroulement de leur existence, cette belle simplicité de la Théorie des Tropismes s'effrite et disparaît bientôt. Il nous est alors impossible d'admettre que l'activité physiologique de l'animal soit exclusivement déterminée

par un physico-chimisme rigide, et, sans vouloir verser dans la Métaphysique, nous sommes forcés de reconnaître, *qu'en fait*, tout être vivant est régi par *la loi de son propre intérêt*, c'est-à-dire qu'il est organisé de telle sorte que tous ses actes paraissent avoir, comme fin, sa propre conservation et donc celle de son espèce. Un fait aussi général que celui-ci ne se discute pas : il se constate. Le nier serait aller contre l'évidence. Nous appelons *déterminisme biologique* cette recherche obligatoire pour l'animal de son propre intérêt.

A l'inverse du déterminisme physico-chimique qui se déroule par le jeu des réactions s'exerçant sur la *matière* et qui est dominé par les lois du Mécanisme, ce déterminisme biologique s'exerce sur *l'individu* par la seule loi d'intérêt propre. Cette loi diffère essentiellement d'une loi physico-chimique, car tandis que les forces d'origine externe tendent aussi bien à détruire l'animal qu'à le conserver, la loi d'intérêt, d'origine interne, vise sans relâche à assurer sa conservation individuelle et spécifique.

Le conflit qui se produit entre ces deux groupes de forces, Mécanisme et Intérêt, est une preuve évidente de l'existence de leur double déterminisme. L'exemple classique de Phototropisme positif du Papillon qui se jette dans une flamme nous montre que, chez cet animal, la loi d'intérêt, pour obnubilée qu'elle soit par détraquement de son mécanisme physiologique, existe cependant. Autrement, le Papillon irait se brûler sans réagir, et nous voyons au contraire qu'il réagit pour échapper à l'emprise de l'éblouissement et à ses conséquences fâcheuses, et que parfois, il y réussit.

L'animal appartient par toute sa substance matérielle au monde physique. L'énergie commandée en lui par le déterminisme biologique, en application de la loi d'intérêt, ne peut donc être que de l'énergie physico-chimique emmagasinée. Ce qui est uniquement biologique, hors de l'atteinte des lois physico-chimiques, c'en est le déclanchement.

Ce déclanchement de l'énergie vitale dans le sens de l'intérêt de l'animal est déterminé par sa sensibilité. C'est la sensibilité qui indique à l'organisme quels sont, parmi les stimuli externes, ceux qui peuvent le maintenir dans la voie de ses avantages et ceux qui risquent de l'en

écarter. Il ne semble pas que cette sensibilité doivent être nécessairement consciente. Il paraît pourtant utile que le bien-être et le mal-être interviennent à titre d'avertisseurs *rapides* d'avantages et de dangers chez des êtres vivants exposés à se trouver transportés *rapidement* de milieux favorables à leur conservation en milieux défavorables et réciproquement. La présence de cette sensibilité est indiquée par la présence d'organes spéciaux (système nerveux et organes des sens) chez un grand nombre d'animaux.

*
* *

A notre avis, il faut donc comprendre le comportement animal comme dominé par le déterminisme biologique que régit la seule loi de l'intérêt propre.

L'animal vit parmi un enchevêtrement de réactions physico-chimiques qui agissent dans le sens ou à contre-sens de son déterminisme biologique. Celui-ci doit maîtriser celles-là, les utiliser ou les écarter, agir par elles ou réagir contre elles. L'animal est ainsi bâti que, sous peine de mort, il doit conserver son indépendance biologique vis-à-vis des facteurs externes. Nous disons « indépendance » et non point « liberté ». Nul animal, en effet, ne saurait agir que *déterminé ;* mais tandis que Lœb et son Ecole ne veulent voir que le déterminisme qui l'actionne *en dehors* de son individualité, nous prétendons que le déterminisme se trouve *au dedans*.

Dans le cas où il y a renversement de cette hiérarchie des forces, où les forces externes prennent, dans le comportement animal, le pas sur la loi de l'intérêt propre, où le Mécanisme seul agit ou simplement prédomine, l'animal se trouve en état anormal. Aussi n'a-t-on pu trouver qu'un cas où il y ait du Tropisme absolument caractérisé, le Galvanotropisme, parce que son stimulus n'appartient pas au domaine de la Nature et que celle-ci n'ayant, pour ainsi dire, pas prévu qu'il dût se produire, ne lui a pas opposé de moyens de réactions dans l'organisme de l'animal.

*
* *

Doit-on rejeter le mot *Tropisme?*

Nous ne le croyons pas. C'est un terme expressif pour marquer le déclanchement d'un mouvement d'orientation animal ou végétal en rapport avec un stimulus externe. Le mot *Pathie*, non moins clair, nous semble très heureusement choisi pour caractériser un mouvement de l'animal en rapport avec une variation brusque dans le milieu. D'autant mieux que, tandis que le terme *Tropisme* n'indique qu'une orientation, le mot *Pathie* peut laisser sous-entendre une sorte de sensibilité affectée par la variation du milieu.

Il est bien entendu que l'emploi de ces mots dans le langage scientifique n'implique pas la signification systématique que lui ont donnée Lœb et ses partisans, et spécialement une homologie de mécanisme entre les animaux et les végétaux.

*
* *

En résumé, et pour réunir en une phrase la somme de nos conclusions, nous croyons que l'erreur fondamentale de toute Théorie tropique réside en ce qu'*elle place la raison déterminante du comportement animal en dehors de lui, alors qu'elle se trouve être au-dedans*, à ce centre de sa substance matérielle, d'ailleurs indéterminé dans l'état actuel de la Science, où s'individualise la matière.

*30 septembre 1921.*

# DEUXIÈME THÈSE

## PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — *La Pollinisation et son mécanisme dans les cas d'autofécondation. Etude particulière de la cléistogami.*

GÉOLOGIE. — *Les hommes fossiles.*

VU ET APPROUVÉ :
Nancy, le 7 Novembre 1921.
*Le Doyen de la Faculté des Sciences,*
PETIT.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Nancy, le 8 Novembre 1921.
*Le Recteur de l'Académie,*
CH. ADAM,
Membre de l'Institut.

# TABLE DES MATIÈRES


PAGES

BIBLIOGRAPHIE . . . . . 1

PRÉLIMINAIRES . . . . . 1

**Les Théoriciens** . . . . . 9

**Les Expérimentateurs** . . . . . 65

**Les Adversaires** . . . . . 135

**Discussion. - Expériences personnelles** . . . . . 153

Expériences sur Leucoma phæorrhæa . . . . . 172

Expériences sur Helix arbustorum . . . . . 198

**Conclusions** . . . . . 229


# ERRATUM

Page 19 (en note) : *Au lieu de* Annaler *lire* Annalen.

Page 149 . . . . *Au lieu de* pour une même accolade *lire* sous une même accolade.

Page 154 . . . . *Au lieu de* prémices *lire* prémisses.